ADANSONIA



MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ADANSONIA

TRAVAUX PUBLIÉS
AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
SOUS LA DIRECTION DE

A. AUBRÉVILLE et JEAN-F. LEROY

Membre de l'Institut
Professeur Honoraire
au Muséum

Professeur
au Muséum

Série 2

TOME 14
FASCICULE 2
1974

LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE
16, rue Buffon, 75005 Paris

COMITÉ DE RÉDACTION

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les manuscrits doivent être accompagnés de deux résumés, placés en tête d'article, l'un en français, l'autre de préférence en anglais; l'auteur ne doit y être mentionné qu'à la troisième personne. Le texte doit être dactylographié sur une seule face, avec un double interligne et une marge suffisante, sans aucune indication typographique. L'index bibliographique doit être rédigé sur le modèle adopté par la revue.

EX. : AUBRÉVILLE, A. — Contributions à l'étude des Sapotacées de la Guyane française. Adansonia, ser. 2, 7 (4) : 541-465, tab. 1 (1967).

Pour tous les articles de taxonomie il est recommandé aux auteurs de préparer leur index en indiquant les synonymes en *italiques*, les nouveautés en **caractères gras** et les noms d'auteurs des différents taxons.

Le format des planches doit être de 16 × 11 cm après réduction. Les figures dans le texte sont acceptés.

Les auteurs reçoivent gratuitement vingt-cinq tirés à part; le supplément qu'ils doivent indiquer s'ils le désirent sera à leurs frais.

Toute correspondance ainsi que les abonnements et les manuscrits doivent être adressés à :

ADANSONIA
16, rue Buffon. Paris Ve — Tél. : 331-30-35
Prix de l'abonnement **1973** : France et Outre-Mer : **80** F
Étranger : **90** F

En raison des considérables augmentations des prix des matières premières, ainsi que des tarifs d'impression, nous nous voyons contraints, à notre grand regret, de porter les prix de l'abonnement **1975** respectivement à :

110 F (France et Outre-Mer)
120 F (Étranger).

C.C.P. : Association de Botanique Tropicale
La Source 33075.20

SOMMAIRE

DATE DE PUBLICATION DU FASCICULE 1 : 17 JUIN 1974.

La publication d'un article dans Adansonia *n'implique nullement que cette revue approuve ou cautionne les opinions de l'auteur.*

ADANSONIA, ser. 2,.14 (2) : 145-198, 1974.

ORIGINES POLYTOPIQUES DES ANGIOSPERMES TROPICALES
(2e partie)

par A. AUBRÉVILLE

Dans cette 2e partie qui fait suite à celle publiée dans Adansonia, **14**, 1 (1974), nous continuons notre essai d'explication de la distribution de certains groupes floristiques tropicaux à partir de la théorie d'une bande origine permienne, laurasienne et tropicale. Dans cette présentation nous ne suivons plus, ainsi que nous l'avions fait dans la première partie le tableau phylétique des Ordres systématiques de HUTCHINSON où les plus primitives des Angiospermes sont naturellement inscrites à la base. Le groupement des aires géographiques en Types phytogéographiques, est en effet sans rapport avce la classification phylétique.

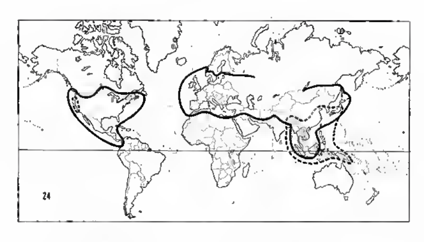
Les familles étudiées sont simplement choisies d'après les possibilités de nos informations phytogéographiques en retenant de préférence celles qui ont une distribution originale. Nous les présentons autant que possible en suivant leur classement par grands types de distribution, ordre approximatif car dans une famille, il arrive le plus souvent que des tribus et genres ont des types particuliers de distribution distincts de celui de la famille.

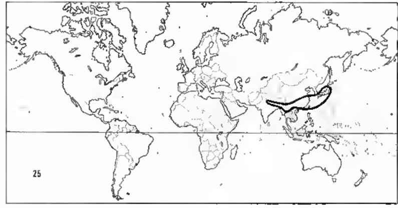
L'unité phytogéographique la mieux individualisée est le genre, puis ensuite la tribu et quelquefois toute la famille elle-même.

Après cette analyse, nous terminerons par une discussion des hypothèses fondamentales de la théorie et par des conclusions.

RELICTES TEMPÉRÉES BORÉALES DE L'ACTUELLE FLORE TROPICALE. VESTIGES DE LA FLORE LAURASIENNE TROPICALE. TYPE 1

La liste en est donnée ci-après. Elles sont relativement nombreuses surtout aux U.S.A. Elles constituent un argument important de notre théorie. Ces taxons sont la trace du passage de groupes laurasiens attachés à la bande équatoriale laurasienne qui s'est déplacée vers le sud au secondaire.





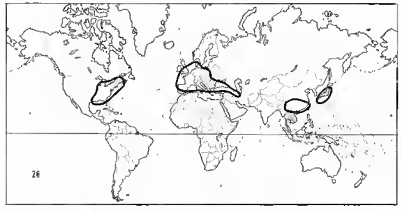


Fig. 24. — Distribution des genres **Quercus** (Type 2) et **Lithocarpus**. (Type 3) d'après SCHMUCKER.

Fig. 25. — Distribution du genre **Cyclobalanopsis** (Type 2)

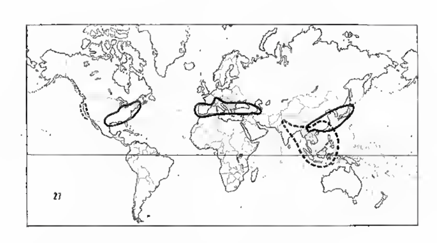
Fig. 26. — Distribution du genre **Fagus**. (Type 2) d'après SCHMUCKER.

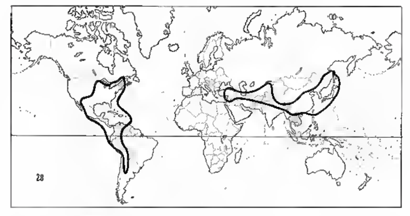
Annonacées : *Asimina, Deeringothammus* (Fig. 14).
Arbutoïdées : plusieurs espèces U.S.A., *Gaultheria, Lyonia, Arctostaphylos*, etc.; *Arbutus*, Méditerranée et W. U.S.A. (Fig. 18).
Bauhiniées : *Cercis* (Fig. 70).
Césalpiniées : *Gleditschia* (Fig. 76), *Gymnocladus* (Fig. 75).
Cassiées : *Ceratonia siliqua*, Arabie et Méditerranée (subspon.).
Cléthracées : *Clethra*, plusieurs espèces, Madère, U.S.A. (Fig. 17).
Ebénacées : *Diospyros*, 1 sp. U.S.A.
Ericacées : *Rhododendron*, plusieurs espèces (Fig. 21).
Fagacées : *Quercus*, plusieurs espèces (Fig. 26).
Hamamélidacées : *Liquidambar orientalis, Parottia persica*, Asie mineure, Perse (Fig. 42).
Juglandacées : *Platycarya, Juglans, Pterocarya* (Fig. 28, 30, 31).
Lauracées : *Apollonias*, quelques espèces U.S.A. des genres *Umbellaria, Sassafras, Lindera, Litsea, Persea, Ocotea, Nectandra, Licaria.*
Malpighiacées : plusieurs espèces U.S.A. (Fig. 78).
Moracées : *Maclura.*
Papilionées : *Cladrastis.*
Rosacées : *Prunoïdées, Rosoïdées, Maloïdées.*
Sapotacées : *Bumelia lycioides, B. lanuginora*, U.S.A.
Théacées : *Visnea, Gordonia* 1 sp., *Franklinia.*
Ulmacées : *Celtis australis* et *Celtis* des U.S.A. (Fig. 33).
Vacciniacées : *Vaccinium*, plusieurs espèces (Fig. 20).

Il peut paraître étrange que dans cette analyse nous envisagions le cas de genres de Fagacées comme *Quercus, Cyclobalanopsis, Lithocarpus, Castanea* que nous avons l'habitude de considérer comme caractéristiques de la zone boréale tempérée. Cette façon de voir demande à être nuancée. S'il est parfaitement exact que les *Quercus* sont des hôtes communs des forêts des pays extratropicaux septentrionaux, l'étude de l'aire du genre (Fig. 24) montre une limite sud qui englobe toute l'Amérique centrale tropicale. Il y a des forêts de chênes jusqu'au nord de la Colombie après avoir franchi le passage étroit de Panama. Les chênes sont très nombreux [1] au Mexique tropical et subtropical. Ce sont, il est vrai, des espèces des cordillières et de hauts plateaux, qui au-dessous d'une certaine altitude disparaissent devant la véritable flore tropicale. Néanmoins il existe un chêne de basse altitude en Amérique centrale, *Q. oleoides*, mélangé à la flore tropicale. En Asie l'aire du genre forme une poche profonde entourant le sud de la Chine, l'Indochine, la Birmanie et une partie de l'archipel malais. Ici encore les chênes tropicaux fréquentent les montagnes. Pour nous donc, le genre *Quercus* est hors de la zone tempérée boréale un genre tropical montagnard. Son aire géographique donne une image de ce que fut le déplacement des familles laurasiennes après la « descente » vers le sud de la banque équatoriale. Chez le genre *Quercus* la migration fut interrompue. Pour nous l'origine du genre est polytopique, avec un centre conservé au sud-est asiatique et au moins un autre disparu au nord de l'Amérique du nord.

Cette opinion est renforcée si on observe en Chine l'aire subtropicale du genre *Cyclobalanopsis* (Type 2), de même celle de *Lithocarpus* (Type 3) typiquement du sud-est asiatique et de l'archipel malais. *Lithocarpus* a une deuxième petite aire disjointe sur la côte pacifique des U.S.A. (Fig. 24).

1. On cite quelquefois le nombre de 350 espèces.





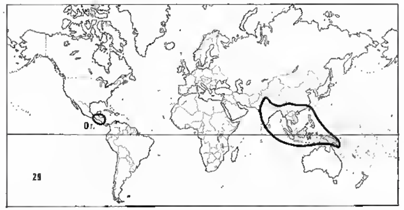


Fig. 27. — Distribution des genres **Castanea** (Type 2) et **Castanopsis** (Type 3).

Fig. 28. — Distribution du genre **Juglans** (Type 3).

Fig. 29. — Distribution des genres **Engelhardtia** (Type 2) et **Oreomunnea** (*Or*).

Fagus (Type 2) est dispersé dans le monde en plusieurs aires dont l'une en Chine du sud, est subtropicale.

Castanea (Type 2) de même en Chine du Sud, avec le genre frère *Castanopsis* (Type 3) dont l'aire englobe le sud-est asiatique et la Malaisie.

Pour nous donc, les Fagales ont eu leurs origines dans la bande équatoriale laurasienne, dont il reste des témoins évidents dans le sud-est asiatique tropical.

Boureau a décrit un *Quercus* fossile tertiaire dans le Sahara occidental. L'éventuelle poussée du genre vers le sud fut vraisemblablement stoppée par la désertification saharienne.

Ce que nous venons de dire à propos des Fagacées pourrait être répété à propos des Juglandacées. La limite sud de *Juglans* s'infléchit dans l'est asiatique couvrant la Chine du sud subtropicale. En Amérique l'aire s'étend aux Antilles, à l'Amérique centrale et le long des Andes, elle pénètre jusque dans le nord de la République Argentine en mélange à la flore tropicale. Le genre *Engelhardtia* est franchement tropical, est-asiatique et malais. Un genre très voisin *Oreomummea* a une petite aire en Amérique centrale.

Carya (Type 3) a une aire est-asiatique subtropicale (de même *Platycarya*). Sa seconde aire aux U.S.A. touche le nord du Mexique. Le genre *Alfaroa* a une petite aire en Amérique centrale.

La disjonction européenne et africaine est marquée.

L'origine subtropicale ou tropicale sud-asiatique des Juglandacées est vraisemblable, de même que l'existence d'un second centre disparu, au nord de l'Amérique du nord.

Les Ulmacées sont largement tempérées boréales, mais *Ulmus* (Type 3) a sa limite sud dans le sud de la Chine.

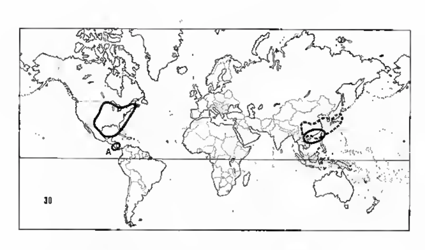
D'autres genres sont nettement tropicaux. Le genre *Celtis* (Type 4) est particulièrement remarquable par la présence d'une espèce méditerranéenne séparée par le Sahara de nombreux *Celtis* de l'Afrique tropicale. Le genre est de même largement tropical en Amérique, en Asie et en Malaisie. Le *Celtis australis* méditerranéen est une relique.

Ainsi dans ce groupe caractérisé par des espèces familières des pays tempérés, *Quercus*, *Juglans*, *Carya*, *Ulmus*, l'origine tropicale laurasienne apparaît avec certitude lorsqu'on considère l'ensemble des genres appartenant aux familles des Juglandacées, Fagacées et Ulmacées.

FAGACÉES

Les Fagacées sont considérées comme la famille d'arbres la plus représentative des régions tempérées et subtropicales de l'hémisphère boréal, à l'exception du genre *Nothofagus* qui caractérise, à l'opposé, l'hémisphère austral. Au total elle comprend 6 genres et environ 600 espèces.

Quercus, le plus important, environ 300 espèces, est répandu sur tous les continents. En Amérique (60 sp. U.S.A.) son aire s'étend depuis le sud du Canada jusque dans le nord de la Colombie; elle suit les cordillères de l'Amérique centrale où elle compte de nombreuses espèces tropicales d'altitude.





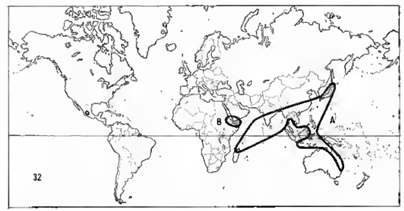


Fig. 30. — Distribution des genres **Carya** (Type 3), **Platycarya** (Type 1) et **Alfaroa** (*A*).

Fig. 31. — Distribution du genre **Pterocarya** (Type 1)

Fig. 32. — Distribution du genre **Aphananthe** (*A*) et du genre **Barbeya** (*B*), Ulmacées.

De l'Europe à l'Asie de l'Est et au Japon, les *Quercus* se suivent en chaîne, mais au sud-est l'aire forme une poche qui s'enfonce à travers l'Indonésie jusqu'au sud de l'Équateur à Java, Sumatra. Il existe donc, particulièrement en Asie du sud-est, des chênes tropicaux. On considère généralement qu'il s'agit d'espèces venues du nord tempéré qui se seraient avancées vers l'équateur en suivant les montagnes. Nous voyons au contraire surtout dans cette aire remarquable du genre *Quercus* une excellente illustration d'un genre laurasien dont la partie orientale de l'aire très ancienne est demeurée en place dans l'Asie du sud-est tandis que l'aire principale qui s'étendait sur l'Europe et l'Amérique s'est adaptée au climat tempéré. Toutefois de nombreuses espèces en Amérique se sont déplacées jusqu'en Amérique centrale, mais abordent à peine la Colombie.

Plus démonstrative encore est la distribution du genre *Lithocarpus* (env. 100 sp.) qui est nettement tropical et subtropical, en Asie du SE et dans l'archipel malais, jusqu'en Nouvelle-Guinée. Il a disparu à l'ouest, conservant cependant encore 1 espèce californienne aux U.S.A. (Type 3).

Le genre *Castanea* (10 sp.) de l'Asie de l'Est est demeuré exclusivement dans la zone tempérée, du Japon et de la Chine du sud, à la Méditerranée et à l'Est des U.S.A. (Type 2).

Castanopsis (30 sp.) est franchement tropical est-asiatique et malais. De l'aire primitive laurasienne occidentale, il ne reste plus que 2 espèces sur la côte pacifique des U.S.A. (Type 3).

Fagus (11 sp.) a encore son aire laurasienne principale (8 sp.) subtropicale et tempérée en Chine du sud et au Japon; 2 espèces en Europe et Eurasie et 1 seule dans l'Est des U.S.A. et du Canada (Type 2),

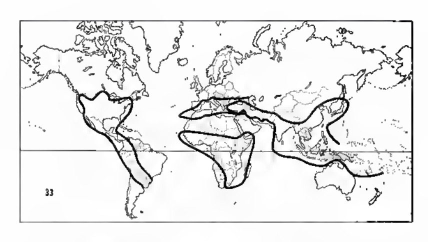
Cyclobalanopsis est également demeuré isolé en Asie du sud-est et au Japon (Type 2).

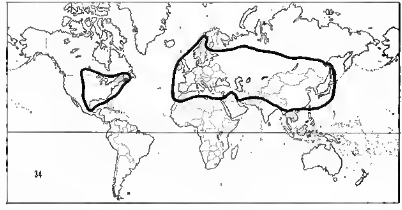
Nothofagus austral (Type 5), gondwanien à l'opposé de tous les Fagales précédentes qui sont laurasiennes, est dispersé entre des aires australo-papoues (Australie 3 sp., Nouvelle-Zélande, 5 sp., Nouvelle-Guinée 16 sp., Nouvelle-Calédonie 5 sp.) et une aire chilienne (12 sp.).

JUGLANDACÉES

Cette famille, comme celle des Fagacées, est particulièrement intéressante au point de vue de la phytogéographie dynamique. Elle est totalement disjointe de l'Europe et de l'Afrique; elle est boréale, surtout de la zone tempérée mais sans être absente des régions tropicales. Au total elle compte 7 genres et une soixantaine d'espèces.

Le genre *Juglans* s'étend de l'Asie moyenne à l'Asie de l'Est, de la Turquie à la Chine et au Japon. A l'est il va des îles Sakhaline au nord à la Chine subtropicale au sud. En Amérique il couvre l'est et le centre des U.S.A. (4-6 sp.), touchant le Canada, mais plus au sud son aire est franchement tropicale (Amérique centrale, Antilles) et même quelques espèces suivant la Cordillère des Andes, se propagent, mélangées à la flore tropicale montagnarde, jusqu'en République Argentine (Type 3).





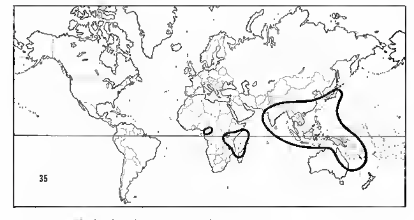


Fig. 33. — Distribution du genre **Celtis** (Type 4).
Fig. 34. — Distribution du genre **Ulmus** (Type 4).
Fig. 35. — Distribution du genre **Alangium** (Type 2).

Engelhardtia (15 sp.) prolonge vers l'Asie du sud-est, l'archipel malais et jusqu'en Nouvelle-Guinée le genre *Juglans*. Il est donc franchement tropical (Type 2). En Amérique centrale, on distingue un genre *Oreomunnea* (3 sp.) qui est proche de l'*Engelhardtia* asiatique et malais.

Le genre *Carya* est surtout américain et tempéré (14 sp. sur 20), de l'est des U.S.A., jusqu'au nord-est du Mexique et en Floride. Cependant il a une aire asiatique subtropicale, du sud de la Chine au nord Viêt Nam (Type 3). *Alfaroa* est un petit genre endémique au Costa Rica.

Pterocarya (5 sp.) exclusivement asiatique, est découpé en 3 aires de la zone tempérée de la Turquie et de la Transcaucasie au Japon. Le sud de son aire chinoise est plutôt subtropical (Type 1).

Platycarya est monotypique, Chine et Japon; aire tempérée au nord, subtropicale au sud (Type 1).

La famille est évidemment laurasienne, avec une double origine; l'une en Asie du SE et Malaisie (*Engelhardtia*) avec extension en aire tempérée; l'autre dans la bande laurasienne occidentale, répandue en Amérique tempérée et des intrusions en Amérique tropicale (*Oreomunnea*, *Alfaroa*, *Juglans*).

De nombreux fossiles crétacés et tertiaires de Juglandacées sont reconnus dans les régions les plus septentrionales de l'hémisphère nord (Alaska, Groenland, Sibérie) et en Europe.

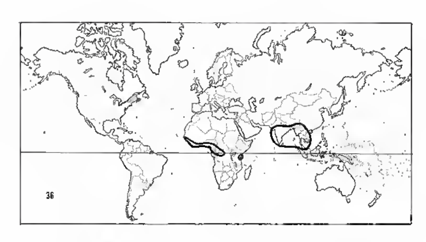
La distribution de la famille des Ulmacées (15 genres, env. 160 sp.) est particulièrement intéressante car elle recouvre pour une grande part les régions tempérées de l'hémisphère boréal; mais une autre part très importante est subtropicale et tropicale. On peut observer chez certains grands genres toutes les transitions entre flore tempérée et flore tropicale ou équatoriale. Il n'y a pas de coupure entre les 2 flores sauf, en Afrique, le Sahara.

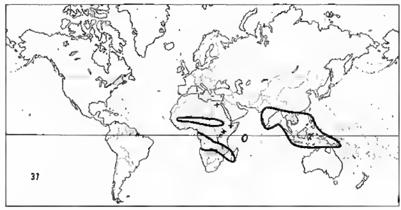
Le genre *Ulmus* (18-20 sp.) caractérise nettement les régions tempérées, et même arctiques en Sibérie. En Amérique, il n'atteint pas les Rocheuses à l'Ouest, mais son aire couvre entièrement le territoire oriental et méridional des U.S.A. (5-6 sp.). L'aire déborde légèrement au nord-est du Mexique. En Afrique et en Asie les *Ulmus* marquent la séparation entre zone tempérée et zone tropicale, avec un dépassement à l'extrême est (Birmanie, Tonkin, Formose).

C'est le genre *Celtis* (70 sp.) qui offre la plus grande dispersion bioclimatique. Aux U.S.A. on compte 5 espèces. Au sud, l'aire des *Celtis* américains s'étend sur l'Amérique centrale, puis l'Amérique du sud, s'étale sur la Colombie, le Pérou, le Chaco argentin, le Paraguay, et le sud Brésil. Il y a continuité entre les *Celtis* du nord et ceux de l'hémisphère austral.

Les *Celtis* en Afrique occupent tout le continent et Madagascar, depuis le Sahel au sud du Sahara jusqu'à l'Afrique du Sud. L'Europe n'est concernée que par l'espèce méditerranéenne *C. australis*, de l'Espagne à l'Afrique du Nord et à la Caspienne.

De nombreuses espèces se trouvent en Asie de l'Est tempéré (Japon, Corée, Chine), puis sans discontinuité en Chine du Sud, en Malaisie et





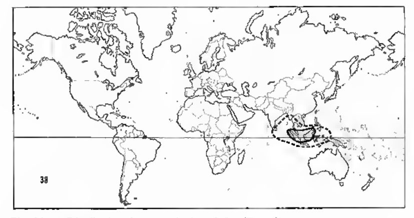


Fig. 36. — Distribution du genre **Ancistrocladus** (Type 2).

Fig. 37. — Distribution de la famille des Diptérocarpacées (Type 2) et de la sous-famille des **Monotoïdées** en Afrique. Fossiles +.

Fig. 38. — Distribution du genre **Durio**, Bombacacées (Type 2) et son centre de concentration (ligne intérieure).

jusqu'en Australie, Nouvelle-Calédonie et atteignent les îles de l'Océan Pacifique.

Nous rencontrons donc dans les deux genres *Ulmus* et *Celtis*, des types laurasiens particulièrement bien caractérisés.

D'autres genres d'Ulmacées de moindre expansion, caractérisent les uns la zone tempérée comme *Zelkova* (Crète, Caucase, Chine, Japon); en Chine, *Hemiptelea* et *Pteroceltis;* en Amérique du Nord, *Planera.* D'autres sont purement tropicaux comme, en Amérique : *Ampelocera* (8 sp.), *Lozanella* (2 sp.), *Phyllostylon* (2 sp.): en Afrique du Nord-Est sèche, *Barbeya*, montagnard.

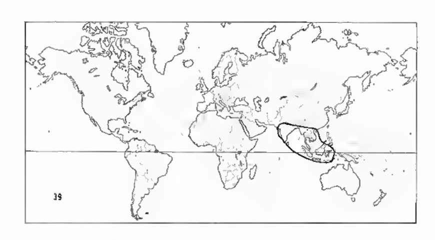
Le genre *Trema* est pantropical, de l'Amérique du Sud à l'Afrique, l'Indonésie, le Sud de la Chine, la Malaisie, l'Australie (Type 4). *Aphananthe* (5 sp.) a une aire tropicale curieusement découpée. Centrée sur l'Asie du sud-est, elle s'étend au nord sous climat tempéré au Japon, au sud l'Est de l'Indonésie (Philippines) et le domaine Est-australien. Plus étrangement encore une espèce est endémique au nord de Madagascar, et une autre est comme perdue dans une petite aire mexicaine. Il est difficile de donner une explication cohérente à cette aire disloquée.

Holoptelea (2 sp.) suit la forêt dense africaine sur ses limites septentrionales, et se signale aussi dans l'Inde. *Chætacme* (2 sp.), africain, suit les lisières des forêts denses de l'Afrique occidentale à l'Afrique orientale, au Natal et à Madagascar.

La famille des Ulmacées dans sa représentation tropicale est souvent caractéristique des formations sèches.

GROUPES CENTRÉS SUR L'ASIE DU SUD-EST ET L'ARCHIPEL MALAIS. TYPE 2

Actinidacées.
Alangiacées : *Alangium* (Fig. 35).
Ancistrocladées : *Ancistrocladus* (Fig. 36).
Annonacées (*partim*).
Bombacacées : Durionées (Fig. 46).
Césalpinioïdées : *Sindora* (p.), *Saraca* (Fig. 30, 39).
Cerciphyllacées.
Diptérocarpacées : excl. Monotoïdées (Fig. 37).
Ericacées : *Rhododentron* (Fig. 21).
Fagacées : *Cyclobalanopsis* (Fig. 25), *Quercus* (Fig. 24), *Castanea* (Fig. 27), *Fagus* (*p.*) (Fig. 26).
Hamamélidacées (*p.*) (Fig. 41).
Ixonanthacées : *Ixonanthes* (Fig. 44).
Juglandacées : *Engelhardtia* (Fig. 29), *Pterocarya* (*p.*) (Fig. 31).
Malpighiacées : Aspidopterygineés (Fig. 79).
Myristicacées (*p.*).
Myrtacées : *Melaleuca* (Fig. 50)
Pentaphyllacées.
Sapotacées : Madhucoïdées (Fig. 86), Mixandrées, *Eberhardtia.*
Tétramérislacées.
Théacées : *Adinandra*, *Camelia*, *Schima*, etc.
Trochodendracées.
Ulmacées : *Aphananthe* (Fig. 32).
Vaccinioïdées (Fig. 20).





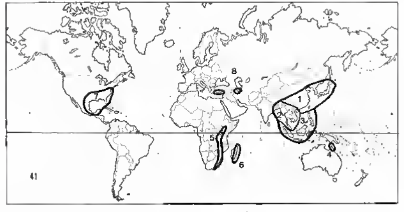


Fig. 39. — Distribution du genre **Saraca**, Césalpinioïdées (Type 2).

Fig. 40. — Distribution du genre **Sindora**, Césalpinioïdées (Type 2).

Fig. 41. — Distribution des **Hamamélidacées. 1,** Groupe tempéré asiatique; **2,** Groupe tropical asiatique (Type 2); **3,** Groupe malais (Type 2); **4,** Genre N-E australien **Ostrearia; 5,** Genre **Trichocladus,** Afrique orientale; **6,** Genre **Dicoryphe,** Madagascar; **7,** Groupe Amérique du Nord; **8,** Groupe tempéré Moyen Orient.

Sous ce type sont rangés les groupes visiblement demeurés en place dans le berceau oriental de la bande équatoriale laurasienne. Ils comprenent de ce fait des archétypes des familles les plus primitives. D'autres occupent des aires plus vastes mais la région sino-indomalaise est incontestablement leur (ou un de leur) centre d'origine. Certains groupes sont exclusivement sud-asiatiques et malais.

Nous retrouvons là les Fagacées, Juglandacées et Ulmacées déjà citées dans le Type précédent.

Par exemple, cas extrême, *Sindora* (Césalpinioïdées) a une aire incontestablement du sud-est asiatique et de la Malaisie (17 sp.) mais on retrouve une seule espèce isolée très loin de l'aire-mère dans la forêt littorale gabonaise. Comme les communications directes Asie du sud-est, Afrique occidentale furent inexistantes ou aléatoires, il est possible de supposer que le *Sindora* africain est parvenu en Afrique occidentale en longeant les rives de la Mésogée ou qu'il est un reste d'une aire laurasienne, très ancienne, située à l'ouest de l'aire majeure, et qu'il migra ainsi au sud dans le déplacement général des flores laurasiennes.

La même explication peut être donnée pour la répartition du genre *Ancistrocladus* entre l'Asie du sud-est et l'Afrique occidentale (cf. Ordre des Ochnales).

Groupes du S.E. asiatique et malais ayant des aires disjointes en Afrique.

Alangiacées : *Alangium* (Fig. 35).
Ancistrocladacées : *Ancistrocladus* (Fig. 36).
Annonacées : *Artabotrys* (Fig. 13), *Uvaria* (Fig. 12), *Polyalthia*.
Bombacacées : *Bombax* (Fig. 47).
Césalpinioïdées : *Sindora* (Fig. 40).
Ctenolophonacées : *Ctenolophon*.
Irvingiacées : *Irvingia* (Fig. 81).
Sterculiacées : *Tarrietia*.

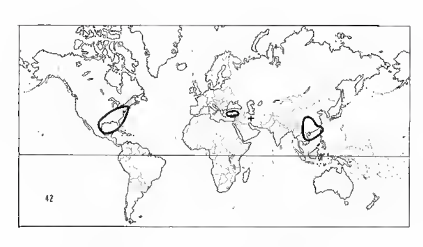
Sont groupés ici des genres originaires du sud-est asiatique et de Malaisie, qui ont des aires africaines disjointes.

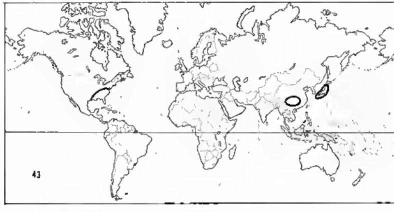
Les uns sont largement répandus en Afrique (*Bombax*, *Artabotrys*, *Uvaria*, *Polyalthia*, *Irvingia*). Quelques familles, au-delà des genres communs, sont représentées en Afrique par des branches laurasiennes ou gondwaniennes (Irvingiacées, Bombacacées).

Les petites aires de genres tels que *Sindora*, *Ctenolophon*, isolées sur la côte occidentale d'Afrique, résultent probablement d'une migration vers le sud des parties les plus occidentales des aires primitives laurasiennes de ces groupes d'origine asiatique, plutôt que de relations directes anciennes dans le sens Asie-Afrique.

ALANGIACÉES

La petite famille monotypique des Alangiacées, avec l'unique genre *Alangium* (30-35 sp.) est répandue dans l'Asie du Sud-Est (13 sp.) de l'Inde





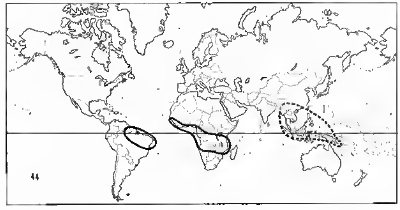


Fig. 42. — Distribution du genre **Liquidambar** (Type 3) et du genre **Parrotia** (+).
Fig. 43. — Distribution du genre **Stuartia**, Ternstrémiacées (Type 3).
Fig. 44. — Distribution du genre **Ochtocosmus** (Type 3) et des **Ixonanthées, I** (Type 2). D'après HUTCHINSON.

au Japon, l'archipel malais : Sumatra (8 sp.), Java (7 sp.), Bornéo (8 sp.), avec quelques instrusions en Australie (1 sp.) et en Nouvelle-Calédonie (1 sp.), puis, sporadiquement dans la région afromontagnarde (1 sp.) et à Madagascar (1 sp.). L'aire est du type 2 d'origine laurasienne.

IRVINGIACÉES

La petite famille des Irvingiacées est définie par 3 genres de grands arbres des forêts denses humides. Son aire se divise en deux, l'une ouest et centre-africaine, l'autre du sud-est asiatique et de l'archipel malais (Type 2). Ces genres comptent peu d'espèces. La présence du genre *Irvingia* (2 sp.) dans l'Asie du sud-est et en Malaisie nous fait présumer qu'il est d'origine laurasienne. Ce genre existe également en Afrique occidentale et centrale (5 sp.) où l'on pourrait voir une bande gondwanienne, laquelle comprendrait également les deux autres genres africains endémiques (Type 7) *Klainedoxa* (2 sp.) et *Desbordesia* (1 sp.).

DISJONCTIONS AMÉRIQUE-ASIE OU AMÉRIQUE-AFRIQUE. TYPE 3

Arbutoïdées : *Gaultheria*, *Lyonia*.
Césalpiniées : *Gymnocladus* (Fig. 75).
Calycanthacées (Fig. 8).
Cléthracées (Fig. 17).
Fagacées : *Lithocarpus* (Fig. 24), *Castanopsis* (Fig. 27).
Hamamélidacées : *Liquidambar* (Fig. 42), *Hamamelis*.
Illiciacées (Fig. 6).
Juglandacées : *Juglans* (Fig. 28), *Carya* (Fig. 30).
Lauracées (p).
Magnoliacées (Fig. 4).
Saurauiacées.
Schizandracées (Fig. 6).
Styracacées : *Styrax*.
Symplocacées : *Symplocos*.
Ternstrémiacées : *Archytea*, *Eurya*, *Gordonia*, *Laplacea*, *Stuartia* (Fig. 43).

AMÉRIQUE-AFRIQUE

Ixonanthacées : *Ochtocosmus* (Fig. 44).

RELICTES AFRICAINES :

Ternstrémiacées : *Ficalhoa*, *Ternstrœmia* 2 sp.

RELICTES D'ASIE MINEURE ET D'ASIE CENTRALE :

Hamamélidacées : *Liquidambar*, *Parrotia* (Fig. 41).

RELICTES MALGACHES :

Ternstrémiacées : *Asteropeia*.

Les aires disjointes en Amérique, en Asie et aussi en Afrique proviennent de centres distincts de la bande laurasienne primitive qui lors du

déplacement de la bande équatoriale laurasienne ont donné naissance aux aires actuelles.

Nous avons considéré comme aires relictes en Afrique et à Madagascar quelques petites aires isolées des Ternstrémiacées qui témoignent d'une plus grande extension de la famille en Afrique.

HAMAMÉLIDACÉES

La famille compte 24 genres et une centaine d'espèces. Sa distribution géographique est des plus intéressantes parce que la famille forme transition entre la flore tempérée boréale et la flore subtropicale et tropicale. Son origine laurasienne est évidente; il existe des gisements fossiles en Europe, et en Amérique du Nord des genres *Liquidambar*, *Fothergilla*, *Hamamelis*, *Parrotia*. L'aire du genre *Liquidambar* est du Type 3 : une aire du sud-est des U.S.A. avec 1-2 espèces, une disjonction africaine, une petite aire relictuelle d'une espèce d'Asie Mineure, *L. orientalis*, et une aire à deux espèces asiatiques du Sud-Chine, Formose, nord de l'Indochine, donc subtropicales ou tropicales. Le genre tempéré *Parrotia* n'est plus représenté que par une espèce relictuelle *P. persica*, au Caucase et sur le versant caspien de l'Elbrouz.

Les Hamamélidacées américaines comprennent : le genre *Fothergilla* à 4 espèces sur le versant atlantique de l'Amérique du Nord et des espèces fossiles en Europe; 4 espèces du genre *Hamamelis* qui en compte 3 autres en Asie de l'Est. La famille est donc en Amérique demeurée dans la zone tempérée. On signale cependant un genre monospécifique *Matudea* au Mexique.

C'est en Asie de l'Est que prolifèrent les Hamamélidacées. Si l'on considère les 3 régions géographiques dessinées sur la figure 41 nous constaterons : Région I, l'existence en Chine et au Japon tempérés, de 12 genres (41 espèces); Région II tropicale, Birmanie, Indochine, Malaisie, de 10 genres (31 espèces); Région III, un groupe malais de 7 genres (8 espèces); Région IV du nord-est de l'Australie, 1 genre monotypique *Ostrearia*. Au total, en Asie de l'Est et du Sud-Est, on compte 19 genres contre 4 en Amérique du Nord, 1 en Asie Mineure, 1 en Perse, 1 en Australie. Beaucoup de ces genres sont mono ou paucispécifiques. Le genre asiatique le plus important est *Corylopsis* avec 22 espèces réparties en Chine moyenne et méridionale, Japon, Formose, Est-Himalaya.

La famille a une distribution laurasienne du type 2 avec prépondérance asiatique très accentuée.

Curieusement le genre le plus largement diffusé, *Liquidambar*, de l'Asie de l'Est à l'Asie Mineure, à l'Europe (fossile) et à l'Amérique du Nord, n'a apparemment pas pénétré l'Afrique. Ce continent comprend cependant deux genres endémiques; l'un, *Trichocladus*, suit les chaînes de montagnes de l'Afrique orientale sur toute leur longueur de l'Éthiopie à l'Afrique du Sud (6 espèces); le second, *Dicoryphe*, est un endémique malgache, également montagnard avec 14 espèces (+ une aux Comores). Tous deux se rattachent au groupe des Hamamélidées. Ils paraissent correspondre à des phylums gondwaniens dont l'origine est à trouver dans le nord-est de l'Afrique ou peut-être même méditerranéen, dont les souches sont inconnues.

TERNSTRÉMIALES (THÉALES) : THÉACÉES, PENTAPHYLACACÉES, TÉTRAMÉRISTACÉES, MARCGRAVIACÉES, CARYCARACÉES, MÉDUSAGYNACÉES, PELLICIÉRACÉES, ACTINIDIACÉES, SAURAUIACÉES.

Certaines petites familles sont nettement laurasiennes, leurs aires étant exclusivement du sud-est asiatique et de l'archipel malais, telles sont les : Pentaphylacacées (un seul genre, *Pentaphylax*), Tétraméristacées (un seul genre, *Tetramerista*), Actinidiacées (3 genres, surtout de l'est-asiatique, *Actinidia, Clematoclethra, Sladenia*).

La petite famille des Saurauiacées est encore laurasienne, avec le seul genre *Saurauia* (250 sp.) aux nombreuses espèces répandues les unes en Asie tropicale, aux Philippines et en Nouvelle-Guinée, d'autres dans une aire tropicale américaine (Amérique centrale, nord de l'Amérique du Sud).

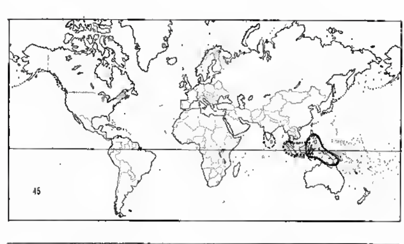
Les Ternstrémiacées ont une distribution plus complexe. Elles sont tropicales et subtropicales, avec quelques espèces relictes dans les régions tempérées. Au total environ (suivant les auteurs) 25 genres et 400-500 espèces.

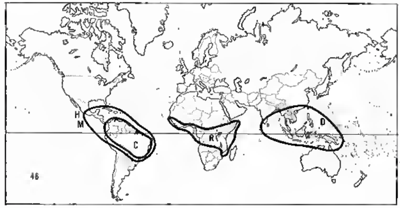
Se distinguent immédiatement deux groupes monocontinentaux de genres laurasiens de l'hémosphère boréal : l'un du sud-est asiatique et malais, l'autre américain. Dans le premier les 3 genres les plus importants par le nombre des espèces sont *Adinandra* (73 sp.). *Camellia* (40 sp.) et *Schima* (18 sp.). Plusieurs des autres ne sont que monospécifiques. Le groupe américain, moins important en nombre de genres et d'espèces, comprend *Freziera* (34 sp.), *Bonnetia* (7 sp.), celui-ci considéré parfois comme le type d'une famille des Bonnetiacées, et quelques autres paucispécifiques. On y trouve aussi le genre monospécifique tempéré *Franklinia* de la Georgie (U.S.A.).

Un autre également laurasien comprend 5 genres à deux aires, l'une américaine, l'autre du sud-est asiatique et de l'archipel malais. Leur représentation spécifique est parfois plus abondante en Amérique qu'en Asie ou Malaisie, tels *Ternstrœmia* (60 sp. américaines), *Laplacea* (30 sp. américaines de l'Amérique centrale et du sud, 8 sp. indo-malaises); c'est le contraire par exemple chez *Gordonia* qui pour une trentaine d'espèces malaises et sud-asiatiques n'est représenté que par une seule espèce dans l'Est des U.S.A.

Stuartia compte 4 espèces dans son aire chinoise et japonaise et 2 dans l'Est des U.S.A. *Archytea* se sépare en 1 espèce sud-est asiatique et malaise et 1-2 espèces du nord de l'Amérique du Sud. *Eurya* (80 sp.) est largement répandu de l'Amérique à l'Asie tropicales et se signale même à Hawaï.

L'Afrique compte aussi quelques Ternstrémiacées (Théacées) qui ont le caractère de relictes en raison de leurs petites aires limitées aux très hauts reliefs. Nous retrouvons ici : *Ternstrœmia* avec 2 espèces, l'une en Afrique occidentale (Mayumbé), l'autre dans les montagnes de l'Afrique orientale (Mt. Uluguru); *Melchiora*, autrefois rattaché au grand genre asiatique *Adinandra*, a deux espèces de haute montagne l'une au sommet de l'île San Tomé à l'ouest, l'autre orientale (Mts Usambara, Kivu). Un troisième genre monospécifique, *Ficalhoa*, autrefois attribué aux Ericacées, se place sur les hautes montagnes de l'Afrique centrale et aussi en Angola. Les rares relictes de Ternstrémiacées dans les hautes montagnes africaines





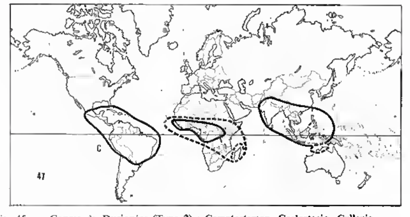


Fig. 45. — Genres de Durionées (Type 2) : **Camptostemon, Coelostegia, Cullenia**

Fig. 46. — Distribution D des **Durionées** (Type 2); R, du genre **Rhodognaphalon** (Type 7); H, des **Hampées**; M, **Matisiées**; C, **Catostématées** (ligne intérieure) (Type 7).

Fig. 47. — C, distribution des **Ceibées** et **Adansoniées** américaines (Type 7); du genre **Adansonia** avec son aire de concentration malgache (tirés) (Type 6) et de l'espèce africano-malgache **A. digitata**. — Distribution africaine et asiatico-malaise du genre **Bombax** (Type 2).

indiquent que l'aire de la famille, de l'Amérique du Sud à l'Asie du sud-est fut autrefois continue.

Enfin dans la flore laurasienne, il faut ranger un genre monospécifique *Visnea* des îles atlantiques, Canaries et Madère. Notons dans cet ensemble laurasien, l'extrême pauvreté de la représentation africaine réduite à des relictes montagnardes.

La flore gondwanienne n'est représentée que par quelques familles monocontinentales, et un genre malgache *Asteropeia* (5 sp.). En Amérique nous plaçons la famille des Marcgraviacées (5 g.) dont *Macgravia;* celle des Caryocaracées (2 g.) d'Amérique du Sud, dont *Caryocar* (une vingtaine d'espèces surtout brésiliennes) et *Anthodiscus* (5 sp. du haut Amazone).

L'Australasie n'a à notre connaissance aucun représentant des Ternstrémiales. Ceux signalés en Nouvelle-Guinée (*Gordonia, Adinandra, Eurya*) sont vraisemblablement migré au tertiaire depuis les aires malaises de ces genres laurasiens.

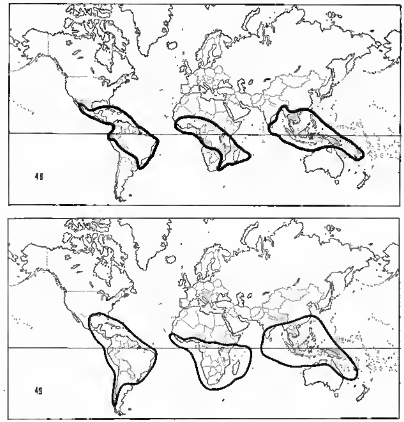


Fig. 48. — Distribution de la famille des Connaracées d'après VAN STEENIS (Type 4).
Fig. 49. — Distribution du genre **Eugenia** s.l. et genres affines de Myrtacées (Type 4).

La famille monospécifique des Pelliciéracées est confinée aux mangroves pacifiques du Costa Rica et de la Colombie en Amérique centrale et du sud:

GROUPES PANTROPICAUX AMÉRIQUE-AFRIQUE-ASIE, S'ÉTENDANT PARFOIS SUR L'AUSTRALASIE ET L'OCÉANIE. TYPE 4

Annonacées : *Xylopia, Anaxagorea* (Fig. 11).
Césalpinioïdées : *Bauhinia, Cassia, Crudia, Cynometra, Copaïfera, Guibourtia, Dialium.*
Connaracées (Fig. 48).
Dilléniacées : *Tetracera.*
Erythroxylacées : *Erythroxylum.*
Lauracées : *Beilschmiedia.*
Malpighiacées (Fig. 28).
Myrtoïdées : *Eugenia s.l.* (Fig. 49).
Sapotacées, Manilkarées : *Manilkara* (Fig. 83).
Ulmacées (p) (Fig. 33, 34).

ERYTHROXYLACÉES

La petite famille des Erythroxylacées est caractérisée essentiellement par le genre pantropical *Erythroxylum* (Type 4) (incl. *Nectaropetalum*, env. 200 sp.). Il est très largement répandu en Amérique tropicale, aux Antilles, dans toute l'Afrique avec des satellites à Madagascar (25 sp.), aux Comores, aux Mascareignes et aux Seychelles, puis aux Indes (Madras), en Asie du sud-est, dans l'archipel malais, et en Australie. C'est donc une aire exceptionnellement étendue, laurasienne d'origine. Près de ce genre se placent deux genres de l'Afrique congolaise, chacun à 1-2 espèces, *Pinacopodium* et *Aneulophus*, que leur endémisme étroit congolais fait plutôt attribuer à une branche gondwanienne de la famille.

GROUPES AUSTRAUX, SANS (OU AVEC PARFOIS DES) LIAISONS SECONDAIRES AVEC L'ASIE DU SUD-EST ET LA MALAISIE. TYPES 5 ET 6

PANTROPICAUX AVEC PARFOIS DES LIAISONS PAR VOIES ANTARCTIQUE. TYPE 5.

Cunoniacées (Fig. 15).
Epacridacées : *Lebetanthus* (Fig. 19).
Ericacées : *Pernettya* (Fig. 23).
Fagacées : *Nothofagus* (Fig. 56).
Monimiacées s.l. : *Laurelia.*
Myrtacées : *Metrosideros, Tepualia* (Fig. 57).
Restionées (Fig. 54).
Rosacées : *Acæna.*
Wintéracées (Fig. 16).
Protéacées (Fig. 50, 51, 52).

AUSTRALASIE-AFRIQUE (ET MADAGASCAR). TYPE 6.

Bombacacées : *Adansonia* (Fig. 47).
Dilléniacées, Hibbertiées.
Pittosporacées : *Pittosporum* (Fig 55)

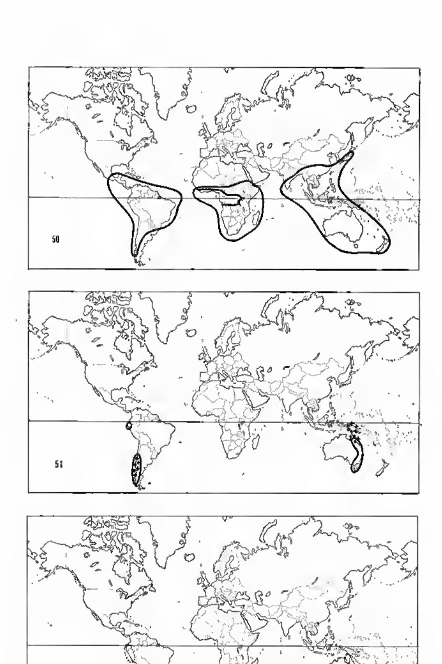


Fig. 50. — Distribution des **Protéacées** (Type 5). La forêt dense guinéo-congolaise n'abrite aucune Protéacées. D'après HUTCHINSON modifié.

Fig. 51. — Distribution des genres **Lomatia** et **Gevuina** (croix) d'après SLEUMER (Type 5), Protéacées.

Fig. 52. — Distribution des genres **Oreocallis** (pointillé), **Orites** (tirés) d'après SLEUMER, SCHNELL, VAN STEENIS (Type 5).

TYPE 5. — GROUPES PANTROPICAUX AVEC PARFOIS DES LIAISONS PAR VOIE ANTARCTIQUE.

Certaines familles australes ont des genres présents à la fois au Chili et en Australie, c'est le cas des 4 genres de Protéacées, *Lomatia*, *Orites*, *Gevuina*, *Oreocallis* par exemple. Le passage de l'Est à l'Ouest fut franchi avant le démembrement de la Pangée par la voie du continent antarctique. Pour nous tous ces groupes floristiques australs sont gondwaniens et prirent naissance à l'Est de la Pangée dans la bande équatoriale lors de son balayage se déplaçant vers le sud.

Tous ces groupes d'Angiospermes austraux suivirent le même chemin que les Gymnospermes, tel *Podocarpus* (*s.l.*) dont nous figurons la distribution d'après FLORIN. Ce genre austral gondwanien se répandit dans toute l'Afrique ainsi qu'en Australie et en Nouvelle-Zélande. Puis de l'Afrique du Sud il atteignit par la voie du continent antarctique le sud de l'Amérique du Sud, ou encore, lorsque l'Afrique et l'Amérique du Sud étaient en contact, ce qui est aujourd'hui le Brésil. De l'extrême sud en suivant les Cordillères il remonta jusqu'en Amérique centrale et aux Antilles.

Le genre *Nothofagus* des Fagacées est un autre bon exemple d'un genre gondwanien qui né dans la bande équatoriale crétacée à l'est de la Pangée, s'installa en Australie puis profitant du passage antarctique pénétra dans la pointe de l'Amérique du sud pour se fixer au Chili.

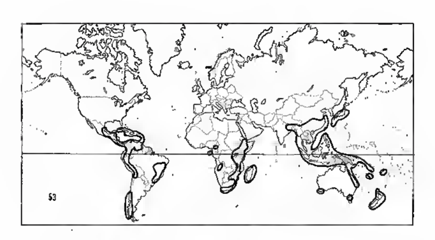
Le passage antarctique fut emprunté par de nombreuses plantes herbacées que nous n'étudions pas ici. M[lle] LOURTEIG et COURS les ont retrouvées dans les îles qui jalonnent aujourd'hui la voie entre l'Australie et la pointe extrême de l'Amérique du Sud.

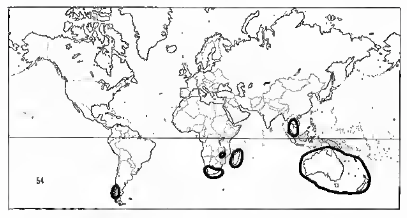
De même VAN STEENIS a cité parmi les aires primitives antarctico-tertiaires qui contournaient l'Afrique par le sud (On the origin of Island Flora), celles d'*Hebe* (Scrophulariacées), *Nicotiana* (Solanacées), *Oremyrhis* (Ombellifères), *Oreobolus* (Cypéracées), *Nertera* (Rubiacées).

PROTÉACÉES

La famille des Protéacées est un parfait exemple d'une grande famille australe à aires disjointes sur tous les continents dont l'explication ne peut être trouvée que dans une origine pangéenne antérieure à la dislocation des continents. Elle compte 55-60 genres groupés en 2 sous-familles, Persoonioïdées, Grévilléoïdées, 8 tribus et 1 200-1 300 espèces.

La distribution est très inégale. Deux centres de densité sont évidents, séparés par un diastème considérable : l'Australasie, 44 genres; l'Afrique du Sud, 10 genres. L'Australie avec 750 espèces est bien la terre élue des Protéacées, mais encore très sensiblement l'Afrique du Sud tempérée, 262 espèces. Autour de ces centres, la dispersion croît rapidement. La Nouvelle-Calédonie est encore très riche avec 9 genres, 50 espèces, mais il n'y a plus que 2 espèces dans chacun des groupes plus excentriques, Fidji-Samoa, Nouvelle-Zélande, Nouvelles-Hébrides. En Polynésie il n'y a plus de Protéacées. Vers le nord de l'Australie la décroissance moins





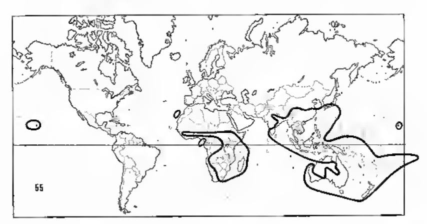


Fig. 53. — Distribution du genre **Podocarpus** (Type 6) d'après R, FLORIN, simplifié.
Fig. 54. — Distribution des **Restionées** d'après GOOD (Type 6).
Fig. 55. — Distribution du genre **Pittosporum** (Type 6), Pittosporacées.

sensible se manifeste dans les chiffres de 80 espèces, dont plusieurs australiennes, malaisienne (Nouvelle Irlande, Nouvelle Bretagne, I. Palau, I. Salomon). Dans l'Asie du sud-est l'intrusion des Protéacées se limite à 25 espèces du genre *Helicia*.

En Afrique la discontinuité dans la distribution n'est pas moins remarquable, puisque de l'extraordinaire concentration en Afrique du Sud tempérée, on ne trouve plus que 35 espèces tropicales qui se raréfient vers le nord : Tambie (14), Zanzanie (17), Angola (16), Katanga (env. 14), mais 2 seulement en Afrique occidentale et 2 en Éthiopie. Madagascar n'est guère mieux partagée, avec 2-3 genres dont un endémique (*Dilobeia*) et 2-3 espèces.

L'Amérique du Sud est encore assez bien pourvue avec 4 genres et une soixantaine d'espèces; mais, le Chili est favorisé avec 3 genres.

Mais ce qui doit être surtout souligné, ce sont les dispersions de certains genres de l'Amérique à l'Australasie : *Lomatia*, *Orites*, *Embothrium*, *Gevuina* de l'Australasie se retrouvent au Chili.

Le croquis de la Pangée que nous avons esquissé, permet une explication de ces extraordinaires concentrations et diffusions. Nous voyons l'origine de la famille dans la bande équatoriale crétacée qui traversait l'Australie pangéenne. De l'aire primitive australo-sud africaine les genres se sont répartis dans toute la Pangée, vers le nord en Afrique. L'expansion vers l'Asie du sud-est ne se produisit que plus tard, lors du rapprochement tertiaire de l'Australie et de l'archipel malais.

Un doute subsiste sur la réalité des déterminations des Protéacées fossiles signalées en Europe par certains paléontologistes. Compte tenu de la distribution générale australe de la famille et sa quasi absence de l'Asie du sud-est, il apparaît à priori peu vraisemblable que la famille ait eu une aire laurasienne. Elle est au contraire le type même de la flore gondwanienne. Pour nous, elle a une origine postérieure à l'existence de la bande équatoriale laurasienne que nous avons tracée de l'Asie du sud-est à l'Alaska au travers de l'Europe. Ainsi s'explique l'absence de Protéacées vivantes dans l'hémisphère boréal sur tous les continents.

Notons aussi qu'il y a une opposition nette, au moins en Afrique, entre la flore de la forêt dense guinéo-congolaise et celle des Protéacées. Celles-ci sont des espèces des formations sèches, savanes boisées, forêts claires. L'aire générale des Protéacées africaines dessine donc un golfe vide à l'emplacement de cette forêt guinéo-congolaise. En Amérique du Sud, tropicale, les 50 espèces arbustives du genre *Roupala* fréquentent aussi surtout les savanes entre l'isthme de Tetuantepec au Mexique et le sud du Brésil.

TYPE 6. — GROUPES AUSTRAUX RELIANT L'AUSTRALASIE A L'AFRIQUE ET A MADAGASCAR.

Ceux-là, apparemment peu nombreux datent du temps où l'Australasie était connectée au continent africain.

Sur mon croquis, dans le dessein de rapprocher le plus possible l'Austra-

lasie de la bande équatoriale crétacée, berceau des groupes gondwaniens austraux, j'ai probablement un peu trop rapproché l'Australie du continent africain, comme on ne peut manquer de le faire en s'inspirant de la double aire, malgache et australienne, du remarquable genre *Adansonia*. Cette liaison est également un argument pour suggérer que la position crétacée de Madagascar était proche de l'actuelle Somalie.

PITTOSPORACÉES

Pittosporacées, famille paléotropicale australe, 9 genres, 200 espèces. 8 genres sont exclusivement australasiens. Aucun représentant en Amérique, ni en Europe.

Le genre *Pittosporum* est de beaucoup le plus répandu, environ 160 sp. Les centres de concentration des espèces sont l'Australie (50), la Nouvelle-Calédonie (35), la Nouvelle-Zélande, la Nouvelle-Guinée, les Iles Philippines, et les Iles Hawaï. L'aire du genre s'étend cependant plus au nord jusqu'en Chine et au Japon et à l'Ouest dans l'est de l'Inde.

Le genre est étendu également à l'Afrique continentale et à à Madagascar. C'est dans cette île que sa dispersion est la plus abondante (11 sp.), puis en Afrique orientale (6 sp.) et en Afrique australe (3 sp.). En Afrique occidentale (1-2 sp.), il est signalé dans les montagnes (Mt. Cameroun, Fernando-Po, Guinée), il existe également sur les lisières de la forêt dense guinéo-congolaise. Ce ne sont plus des espèces de la forêt dense. GOOD a signalé la présence d'une espèce dans les îles Canaries, laquelle semble aberrante là.

La concentration australasienne, océanienne et malgache, comparée à la faible dispersion africaine et asiatique indique une origine gondwanienne, avant la dislocation de la Pangée, laissant en place à Madagascar et sur le continent africain des représentants du genre *Pittosporum*.

ENDÉMISME CONTINENTAL (EXCLUS ASIE S.E.). TYPE 7[1]

AMÉRIQUE :

Annonacées : Annoninées.
Bombacacées : Hampées, Matisiées, Castostemmatées, Ceibées, Adansoniées (excl. *Adansonia*, *Bombax* (Fig. 46-47).
Césalpinioïdées (p) (Fig. 71).
Caryocaracées.
Cléthracées : *Schizocardia*.
Dilléniacées, Délimées.
Gomortegacées.
Hamamélidacées : *Fothergilla*, *Matudea*.
Humiriacées (Fig. 63).

AFRIQUE :

Annonacées (p) : Monodoroïdées.
Bombacacées : *Rhodognaphalon* (Fig. 45).
Césalpinioïdées (p) (Fig. 71).
Diptérocarpoïdées: Monotoïdées (Fig. 32)
Ericoïdées : *Erica* + Europe.
Hamamélidacées : *Trichocladus* (Fig. 41).
Irvingiacées : excl. *Irvingia* (Fig. 81).
Malpighiacées : *Heteropteryx*, *Acridocarpus* (Fig. 79).
Ochnacées : *Lophira*, *Testulea*, *Fleurydoxa*.

1. Certaines familles américaines de cette liste figurent également sur la liste suivante parce qu'elles ont des aires satellites africaines.

Malpighiacées : Apterygiées, Pterygophorées, rares exceptions.
Macgraviacées.
Myrtoïdées.
Ochnacées : *Ouratea.*
Pelliciéracées.
Sapotacées (p) (Fig. 82).
Ternstrémacées : *Freziera, Bonnetia,* etc.
Tropéolacées.
Ulmacées (p) (Fig. 33-34).
Vochysiacées ((rares exc.) (Fig. 64).

Oliniacées (Fig. 61).
Salvadoracées avec des prolongements asiatiques (Fig. 67, 68, 69).
Sapotacées (p) (Fig. 82).
Ulmacées (p) (Fig. 33-34).

MADAGASCAR :

Césalpinioïdées (p).
Hamamélidacées : *Dicoryphe.*
Ochnacées : *Diegodendron.*
Rhopalocarpacées.
Sapotacées (p)
Sarcolænacées.

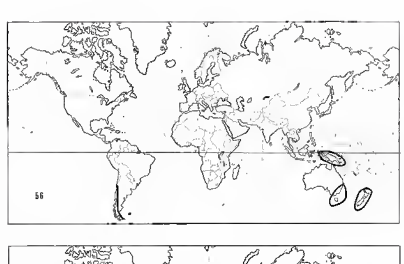
AUSTRALASIE :

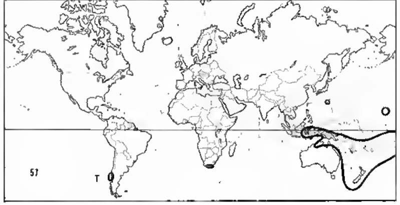
Arbutoïdées : *Diphycosia.*
Epacridacées (exclus *Lebetanthus,* Type 6) (Fig. 19).
Leucospermoïdées.
Monimiacées : Athérospermatacées (Fig. 9).
Pittosporacées (p) (Fig. 55).
Sapotacées (p) (Fig. 82).
Strasburgiacées.

Les aires des grandes familles se divisent souvent phytogéographiquement en aires monocontinentales distinctes. Ces groupes endémiques continentaux ne correspondent pas toujours à de grandes divisions taxonomiques. D'un groupe monocontinental à un autre les phylums sont souvent proches, il y eut évolution parallèle, mais les genres qui les constituent sont distincts, sauf exceptions.

BOMBACACÉES

Les Bombacacées se répartissent en 31 genres, 5 tribus et environ 225 espèces. L'Amérique du Sud, les Antilles, et l'Amérique centrale renferment 4 tribus endémiques, Hampées, Matisiées, Catostemmatées et Ceibées, avec 16 genres (Type 7). Une seule espèce de *Ceiba, C. pentandra,* le Fromager très connu des africains, paraît s'être échappé de l'Amérique; il est répandu dans le monde tropical jusqu'à Madagascar et l'Indonésie. Il est très commun en Afrique occidentale, en région forestière guinéo-congolaise. Ce grand arbre abonde souvent au bord des fleuves et dans les formations secondaires. Il n'appartient pas à la flore de la forêt dense où on le trouve sporadiquement quelquefois témoin d'anciens campements, ou encore fréquemment au bord des routes. Sans aucun doute l'espèce est venue d'Amérique tropicale; elle se propage rapidement en Afrique dans tous les espaces découverts, grâce à la facile dispersion par le vent des graines entourées de kapok, et à sa croissance très rapide. Mais sauf cette exception, le genre *Ceiba,* avec une dizaine d'espèces est endémique en Amérique. La dispersion pantropicale du *C. pentandra* explique la formation de plusieurs variétés ou formes, cultivées pour le kapok, et comme arbre d'ombrage dans les agglomérations.





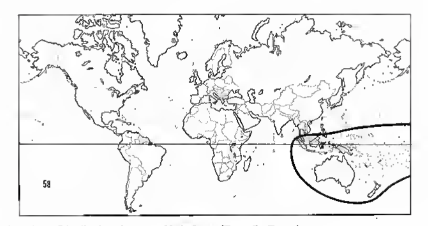


Fig. 56. — Distribution du genre **Nothofagus** (Type 5), Fagacées.

Fig. 57. — Distribution des genres **Metrosideros** et **Tepualia** (T). (Type 5), Myrtacées.

Fig. 58. — Distribution des **Leptospermoïdées**, (Type 7), Myrtacées.

En Asie du Sud-est et dans l'archipel malais, règne la tribu des Durionées, avec 8 genres et une cinquantaine d'espèces (Type 2). Son aire déborde un peu sur le nord de l'Australie. A côté des Durionées on ne trouve qu'un seul genre de la tribu des Adansoniées, *Bombax*, avec 6 espèces dispersées entre l'Inde, le sud de la Chine et l'archipel malais.

Ce dernier genre a une aire africaine occidentale disjointe, avec 2 espèces seulement et des variétés. L'aire du genre *Bombax* est du Type 2.

La tribu des Adansoniées est cependant nettement sud-américaine, avec un groupe de 5 genres sud-américains et 64 espèces (Type 7). En réalité la séparation entre certains de ces genres est plutôt indécise et le dernier monographe du groupe A. Robyns a dû compléter sa clé dichotomique morphologique par des caractères palynologiques et blastologiques.

Dans cette tribu se range le genre *Adansonia* qui donne son nom à la tribu, mais il n'est pas américain. Ce genre de grands arbres énormes est incontestablement malgache avec 6 espèces. Une autre espèce est cependant très répandue dans toute l'Afrique sèche, *A. digitata.* Mais elle est seule sur le continent. Comme elle a eu autrefois de nombreux usages chez les anciennes populations, on peut penser que sa dispersion est le fait de l'homme. Deux autres espèces d'*Adansonia* se trouvent dans le nord de l'Australie. Il s'agit donc d'un genre typiquement gondwanien absent de l'Asie et même de l'archipel malais. Il constitue au point de vue phytogéographique un cas exceptionnel d'une disjonction Madagascar-Australie (Type 6), dont l'explication se trouve dans la Pangée où Madagascar devait jouxter le continent australien.

La dispersion des Adansoniées offre d'autres cas extraordinaires, tel le genre *Rhodognaphalon*, proche de *Bombax*, qui est nettement endémique africain, rare en forêt dense guinéo-congolaise (1 sp.), plus fréquent dans les forêts claires de l'Afrique orientale (6 sp.) (Type 7). A. Robyns a décrit pour le nord de l'Amérique tropicale un genre très proche, *Rhodognaphalopsis* (9 sp.).

En résumé, les Bombacacées se divisent en 2 grands groupes phytogéographiquement et morphologiquement bien séparés, l'un américain probablement d'origine laurasienne occidentale, l'autre asiatico-malais, donc laurasien, très évolué et très individualisé, des Durionées.

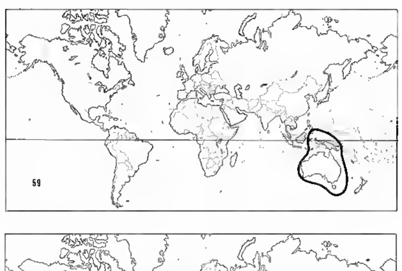
Font exception un genre gondwanien, malgache et australien, *Adansonia*, et un groupe *Bombax* formé d'un endémique africain, *Rhodognaphalon* et du genre *Bombax* divisé entre l'Afrique et l'Asie du SE et la Malaisie. Ce dernier genre a donc eu une branche laurasienne asiatico-malaise, la plus ancienne, et une branche africaine d'origine probablement également laurasienne. Il faut remarquer la relative pauvreté de l'Afrique en Bombacacées (2 genres + 1 sp. d'*Adansonia*), entre l'Amérique, 16 genres, et l'Asie 8 genres.

L'attribution à la famille des Bombacacées des genres monospécifiques *Humbertiella* (Madagascar) et *Maxwellia* (Nouvelle-Calédonie) est douteuse.

IXONANTHACÉES

Dans une autre petite famille des Ixonanthacées sont rangés deux genres, *Ochtocosmus* (Type 3) et *Ixonanthes*. Le premier est gondwanien, avec une aire américaine (11 sp.), s'étendant sur la basse Amazonie et les Guyanes, et une autre africaine comptant de nombreuses espèces de l'Est à l'Ouest. Sans autre indication on peut penser qu'il s'agit d'un genre gondwanien. Le second est exclusivement sud-est asiatique et malais (3 sp.) donc laurasien (Type 2).

Certains botanistes ont rattaché à cette famille un genre *Allantospermum* représenté par 2 espèces, l'une à Madagascar, l'autre à Bornéo. De même pour un genre *Cyrillopsis* avec une espèce du bas Amazone. Les limites de la famille sont mal précisées par rapport aux familles affines.



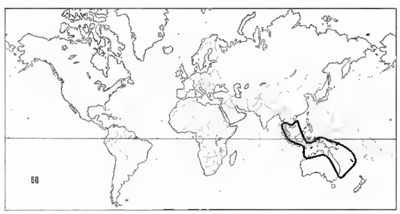


Fig. 59. — Distribution du genre **Eucalyptus** (Type 7), Myrtacées.
Fig. 60. — Distribution du genre **Melaleuca** (Type 7), Myrtacées.

MYRTACÉES

Les Myrtacées ont un caractère phytogéographique général très particulier. Cette considérable famille comptant environ 80 genres et plus de 3 000 espèces se divise en deux sous-familles, les Myrtoïdées, concentrées en Amérique tropicale, et les Leptospermoïdées australo-papoues. Entre les deux régions américaine et australe, l'Afrique est presque complètement disjointe. Toutefois le genre *Eugenia* (+ *Syzygium*) des Myrtoïdées est pantropical et ses centaines d'espèces (env. 600) se distribuent largement entre les continents. L'Asie du sud-est et la Malaisie ont également été hors d'une forte expansion des Myrtacées. Il y a peu d'endémisme. Ce sont surtout des Myrtacées australasiennes qui ont peuplé cette région sud-est asiatique et malaise de quelques espèces.

D'où sont originaires ces Myrtacées? La nette division en deux groupes américain et australo-papou, la disjonction africaine, la faible représentation asiatico-malaise, suggèrent que ces groupes eurent des origines distinctes. Le premier, les Myrtoïdées américaines (30 genres) a quelques représentants dans la zone tempérée (2 *Calyptranthes* et 7 *Eugenia* en Floride). Cela ne suggère pas une origine à partir d'une souche laurasienne occidentale. Il faut donc plutôt le considérer comme gondwanien (Type 7).

Le second, les Leptospermoïdées australes, même compte tenu de ses prolongements asiatiques, doit également être considéré comme gondwanien (Type 7).

Le genre *Eugenia* est exceptionnel tant par le grand nombre de ses espèces que par sa distribution pantropicale (Type 4). Son origine est vraisemblablement américaine. La révision générale de ses centaines d'espèces serait nécessaire. On compterait plus de 300 espèces en Amérique du Sud, 80 à Madagascar, Comores et Mascareignes, une vingtaine dans l'Ouest-africain, une dizaine en Afrique du Sud, et de très nombreuses espèces en Australie.

Quelques échanges se sont cependant produits entre l'aire des Myrtoïdes américaines et celle des Leptospermoïdées australes. Il existe quelques espèces du premier groupe en Afrique. *Myrtus communis* est bien connu dans la région méditerranéenne. Il y est probablement subspontané. Deux *Myrtus* malgaches sont décrits de Madagascar et 6 de l'Inde de l'Est. Ce genre est par ailleurs proche d'*Eugenia* (section *Jossinia*). Une espèce voisine d'*Eugenia* est également signalée dans l'Inde (*Meteomyrtus* monotypique). D'autres genres toujours apparentés à *Eugenia* sont signalés en Malaisie (*Tetraeugenia* 1 seule espèce, *Pseudoeugenia* 2 sp.).

En sens opposé le genre océanien *Metrosideros* 30-40 sp. (dont 10 sp. en Nouvelle-Calédonie, 10 sp. en Nouvelle-Zélande, 3 sp. aux Hawaï, 3 sp. en Australie du N.) est représenté à l'extrême pointe sud-ouest de l'Afrique par une unique espèce. Au Chili, on trouve un genre *Tepualia* monospécifique, qui est très voisin de *Metrosideros*. Leur rapprochement permet de suggérer pour *Metrosideros* un type gondwanien du type 6, avec une migration antarctique pangéenne.

Ces variations sont minimes à côté de la masse des blocs américain

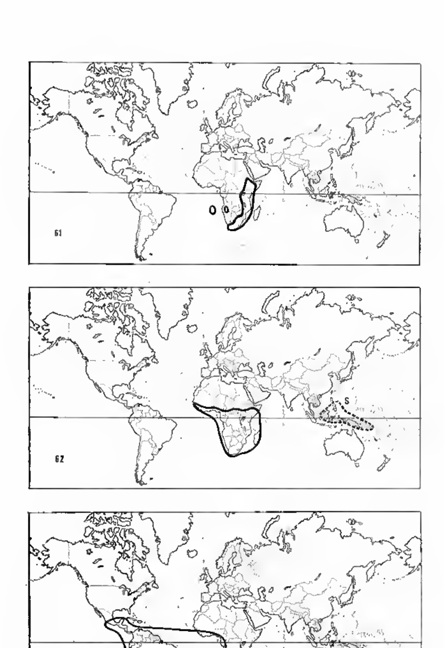


Fig. 61. — Distribution de la famille des **Oliniacées** d'après Hutchinson (Type 7).

Fig. 62. — Distribution du genre **Ochna** (Type 7), Ochnacées et du genre **Schuurmansia** (tirés) (Type 2).

Fig. 63. — Distribution de la famille des **Humiriacées** (Type 7).

et australien. Ce dernier est particulièrement bien mis en évidence par le genre australien *Eucalyptus*, presque endémique en Australie (600 sp.), sauf quelques espèces ayant migré en Nouvelle-Guinée, aux Moluques et aux Célèbes. La Nouvelle-Calédonie si proche de l'Australie ne détient aucun *Eucalyptus*. A côté du genre *Eucalyptus* on dénombre en Australie plus de 40 genres d'arbres ou d'arbrisseaux, ceux-ci le plus souvent éricoïdes. Enfin plusieurs genres australiens se sont répandus en Asie du sud-est et dans l'archipel malais. Le plus connu est le genre australo-papou *Melaleuca*, dont une espèce est installée sur la bordure de l'aire de l'Asie du sud-est.

SALVADORACÉES

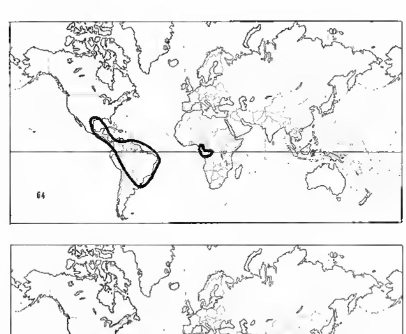
Petite famille de 3 genres de la flore africaine des pays très arides : *Salvadora*, *Dobera*, *Azima*. Leurs aires couvrent surtout l'Afrique orientale et australe. Celle du genre *Salvadora* s'étend au sud du Sahara. Ces aires se prolongent en Arabie, dans l'Inde et même en Chine (*Salvadora*). Chacune ne comprend que quelques espèces. Type 7 (avec parfois prolongement en Asie).

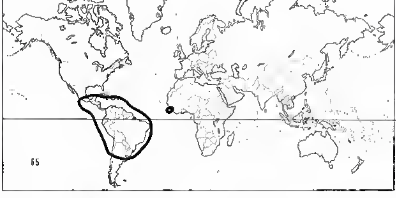
Les Salvadoracées sont venues du nord et se sont installées dans les régions arides africaines jusqu'en Afrique du sud.

OCHNALES : OCHNACÉES, DIPTÉROCARPACÉES, STRASBURGIACÉES, SARCOLÆNACÉES, SPHÆROSÉPALÉES, ANCISTROCLADACÉES.

Les Diptérocarpacées (à l'exclusion des Monotoïdées) ont leur aire exclusivement dans le sud-est asiatique et l'archipel malais; elle est donc typiquement laurasienne. Leur centre d'accumulation couvre Bornéo (13 g., 276 sp.), la péninsule malaise (14 g., 168 sp.) et Sumatra (12 g., 72 sp.). La concentration en genres et espèces s'affaiblit en s'éloignant de ce centre. Dans la péninsule indienne à l'Ouest, on ne trouve plus que 6 genres et 14 espèces. La Nouvelle-Guinée à l'extrême est de l'aire ne compte plus que 3 genres et 5 espèces. Cependant il existe un genre monospécifique isolé dans les Iles Seychelles, *Vateriopsis*. Les Diptérocarpacées n'atteignent pas l'Afrique (Type 2).

La sous-famille des Monotoïdées (2 genres, *Monotes*, *Marquesia*), très distincte du type de la famille, s'en sépare également phytogéographiquement. Elle est exclusivement africaine et malgache, avec un centre de concentration en espèces dans les forêts sèches et savanes boisées de la région soudano-zambézienne australe et une seule espèce dans la région soudano-guinéenne de l'hémisphère boréal. Cette dernière s'étend linéairement du Mali au Nil, sans atteindre à l'ouest l'Océan Atlantique. Elle apparaît ainsi plutôt comme une relicte de l'ancienne flore sèche africaine. Des gisements de fossiles de Diptérocarpées sont signalés (BOUREAU) en dehors de l'aire actuellement occupée, au nord du Kenya (Mt. Elgon), en Somalie et dans le nord de l'Égypte. L'aire des Monotoïdées bien que surtout australe, a probablement une origine laurasienne, avec une direction





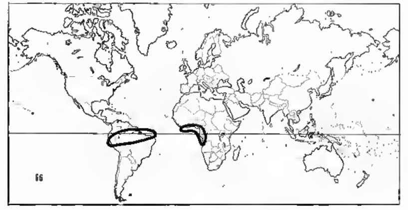


Fig. 64. — Distribution de la famille des **Vochysiacées** d'après STAFLEU et HEPPER (Type 7).
Fig 65. — Distribution de la famille des **Broméliacées** et du genre africain **Pitcairnia** (Type 7).
Fig. 66. — Distribution du genre **Aptandra** (Type 7), Olacacées.

de migration du nord vers le sud, sans rapport avec l'expansion malaise de la famille des Diptérocarpacées. (Aire monocontinentale, Type 7).

Madagascar prend dans cet ordre une place particulière avec deux petites endémiques gondwaniennes, les Sarcolænacées (Chlénacées), 9 genres dont *Sarcolæna* (7 sp.), et les Rhopalocarpacées (Sphærosépalées) avec 1 genre *Rhopalocarpus* (13 sp.) et un genre monospécifique *Dialyceras.*

HUTCHINSON a placé, dans cet ordre des Ochnales, une famille monospécifique, les Straburgiacées, endémique en Nouvelle-Calédonie, dont la filiation, inconnue, ne peut être que gondwanienne en raison de la proximité de l'Australie.

La famille de lianes et d'arbustes grimpants des forêts marécageuses ou périodiquement inondées, des Ancistrocladacées, avec l'unique genre *Ancistrocladus*, a deux aires séparées. l'une du sud-est asiatique (15 sp.), l'autre très éloignée en Afrique occidentale et centrale (9 sp.) avec en outre une petite aire isolée sur le littoral du Kenya. Cette distribution (Type 3) est laurasienne, l'aire africaine étant due soit à une expansion du genre asiatique laurasien *Ancistrocladus* dans une direction équatoriale vers la bande forestière de forêt dense humide de l'Afrique australe (trace au Kenya). soit plus probablement à la descente générale de la bande équatoriale laurasienne du Mésozoïque.

Les Ochnacées sont très abondamment répandues surtout en Amérique du Sud et en Afrique (400 sp.). La délimitation de certains genres paraît encore incertaine. Parmi les plus importants, on peut citer : dans toute l'Afrique et à Madagascar les arbustes du genre *Ochna* (env. 80 sp.) des savanes boisées et des sous-bois de forêt dense. On le retrouverait aussi en Asie du sud et en Malaisie; en Amérique le genre *Ouratea* (100 sp.). Ces deux genres ont une grande extension sur leur continent respectif. On attribue parfois aux Ochnacées : le genre africain *Lophira* strictement boréal, de l'Afrique occidentale et centrale, avec 2 espèces, l'une de forêt dense, l'autre des savanes boisées; trois autres genres monotypiques, *Testulea* équatorial, *Fleurydoxa* des savanes guinéennes, *Diegodendron* malgache.

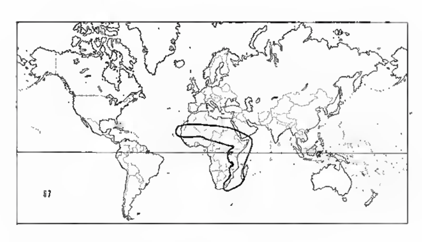
Celles des Ochnacées représentées surtout en Afrique, à Madagascar, et en Amérique du Sud, ainsi que des petites familles endémiques dans l'hémisphère austral nous paraissent appartenir à la flore gondwanienne de souche africaine et américaine.

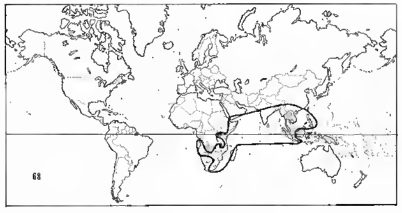
On y inclut le genre américain de plantes herbacées *Sauvagesia.*

OLINIACÉES

La famille des Oliniacées de l'ordre des Thyméléales ne compte que le seul genre africain *Olinia* avec une dizaine d'espèces. L'aire couvre la région afromontagnarde, de l'Éthiopie au Cap, avec une petite aire isolée dans l'Angola et une espèce dans l'île de Sainte-Hélène. Aucune espèce n'a été reconnue à Madagascar.

Ce type d'aire indique une origine vraisemblablement laurasienne (Type 7).





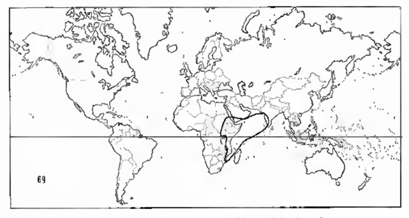


Fig. 67. — Distribution de **Salvadora persica** en Afrique, Salvadoracées.
Fig. 68. — Distribution du genre **Azima**, Salvadoracées.
Fig. 69. — Distribution du genre **Dobera**, Salvadoracées.

Types d'aires américaines (Type 7) avec des aires satellites africaines d'origine transatlantique.

Broméliacées : *Pitcairnia* (Fig. 65).
Humiriacées : *Saccoglottis* (Fig. 63).
Mayacacées : *Mayaca*, plantes de marais.
Mimosées : *Prosopis* (1 sp.).
Olacacées : *Aptandra* (Fig. 66).
Papilionacées : *Andira* (1 sp.).
Polygonacées : *Symmeria* (1 sp.).
Rapatéacées : *Maschalocephalus*, plantes de marais.
Vochysiacées : *Erismadelphus* (Fig. 64).

Ces genres, en Afrique, sont représentés par un très petit nombre d'espèces répandues dans de petites aires sur le littoral atlantique ou peu profondément encore dans les secteurs atlantiques. On pourrait y voir des restes de l'ancienne extension des familles lorsque les deux continents Amérique-Afrique étaient soudés ou très rapprochés. Nous pensons plutôt qu'il s'agit de graines ayant traversé l'Atlantique et germé sur les côtes de la façade africaine.

Le cas des *Prosopis*, *Andira* est différent. Leurs aires africaines s'étendent sur de grandes étendues dans les régions sèches intérieures. Peut-être dans ce cas s'agit-il de restes des deux continents jumelés et leur installation en Afrique serait très ancienne.

HUMIRIACÉES

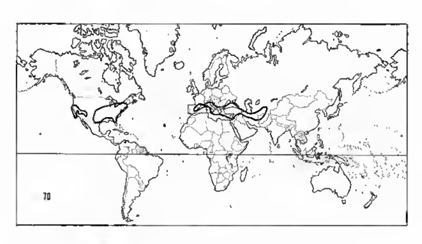
La famille des Humiriacées avec 8 genres américains de l'Amérique centrale, des Guyanes, de l'Amazonie et du Brésil, compte 48 espèces. C'est le type d'une famille probablement gondwanienne, concentrée exclusivement en Amérique tropicale (Type 7). Cependant le genre *Sacoglottis* (6 sp. amazoniennes et guyanaises) a détaché une unique espèce sur la face africaine de l'Océan Atlantique. Cette espèce n'habite que les forêts denses humides des secteurs maritimes et surtout les terrains très humides. Il s'agit donc probablement d'une espèce de grand arbre ayant traversé autrefois l'Océan, sans dommage, grâce au noyau excessivement dur de son fruit, ayant ainsi une origine épisodique relativement récente.

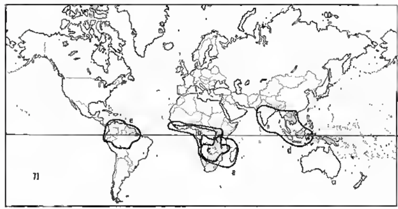
Hutchinson a fait du genre monospécifique *Hua* des forêts denses humides du Gabon et du Congo le type d'une petite famille des Huacées qui ne peut être que partie de la flore gondwanienne africaine.

VOCHYSIACÉES

La petite famille des Vochysiacées est américaine (5 genres, 180 espèces) à l'exclusion d'un seul genre de l'Afrique équatoriale.

Erismadelphus à 1-2 sp. Ce genre, isolé en Afrique, paucispécifique, peut être considéré soit comme étant demeuré en Afrique après le détache-





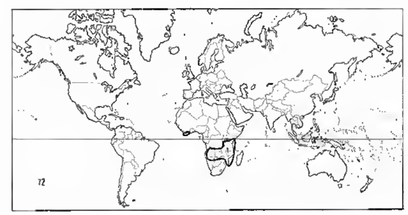


Fig. 70. — Distribution du genre **Cercis**, Bauhiniées, Césalpinioïdées (Type 1). Aire méditerranéenne de **Cercis siliquastrum.**

Fig. 71. — Distribution des **Césalpinioïdées** (Type 4) : **a**, africaines; **b**, de la forêt guinéo-congolaise; **c**, des forêts claires australes; **d**, du genre **Saraca**; **e**, des forêts denses amazoniennes, guyanaises, colombiennes.

Fig. 72. — Distribution du genre **Brachystegia** (Type 7), Césalpinioïdées.

ment de l'Amérique du Sud, soit comme dérivé de Vochysiacées ayant échoué sur les plages de l'Afrique équatoriale après avoir traversé l'Océan Atlantique. La première hypothèse nous paraît plus vraisemblable, ce qui classerait l'aide gondwanienne de la famille dans le groupe 7.

CÉSALPINIOIDÉES (exclu.. CÉSALPINIÉES)

La sous-famille des Césalpinioïdées a un poids considérable dans la flore tropicale ligneuse, particulièrement en Afrique et en Amérique. En Afrique on dénombre près de 80 genres, en Amérique du Sud près de 50 genres. Nous ne comptons pas ici les genres de Césalpiniées (Eucésalpinées). Cette dernière tribu mérite d'être mise à part taxonomiquement, mais aussi pour ses particularités phytogéographiques et écologiques.

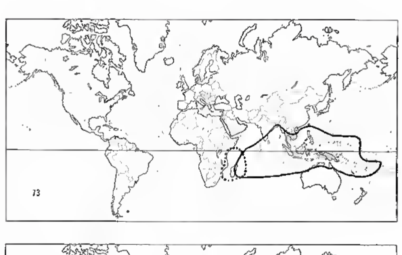
A côté de l'Amérique et surtout de l'Afrique, l'Asie du Sud-est et la Malaisie sont faiblement partagées avec, ensemble, environ 20 genres et l'Australasie encore moins avec une dizaine; de nombreux genres étant communs avec l'Afrique et l'Asie.

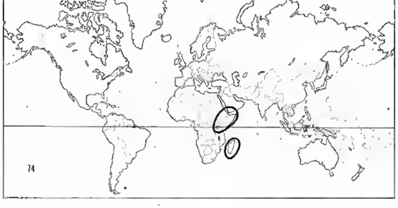
La famille constitue une part très importante de la composition des forêts denses humides amazonienne, guyanaise, et guinéo-congolaise. Autour de cette forêt dense africaine équatoriale s'étend une auréole de forêts sèches encore riches en Césalpinoïdées et au-delà une seconde couronne d'espèces dans les forêts claires et savanes boisées. Les Césalpinioïdées ne pénètrent pas les régions steppiques. Madagascar compte encore une quinzaine de genres; il y a peu d'endémiques malgaches.

En Amérique du Sud la concentration des genres se fait en Guyane et en Amazonie.

Quelques genres sont communs aux flores américaine et africaine tels, parmi les Cynométrées : *Cynometra*, *Copaïfera*, *Guibourtia* puis, dans d'autres tribus : *Swartzia*, *Dialium*, *Crudia*, *Cassia*, *Bauhinia* (*s. lat.*). Plus précisément certains de ces genres ont des aires pantropicales. D'autres au contraire ont des aires continentales de concentration bien marquées, d'où ne se détachent dans un autre continent que de rares espèces « égarées ». C'est le cas de *Dialium* (Type 4) essentiellement africain central (env. 30 sp.) avec une seule espèce américaine et, en sens opposé, *Swartzia* américain (env. 120 sp.) qui en Afrique est pauvrement représenté par deux espèces. *Cassia*, *Crudia*, *Bauhinia*, *Cynometra* sont pantropicaux (Type 4).

La relative pauvreté en genres asiatico-malais et australiens est à rapprocher de la quasi totale absence de reliques vivantes de Césalpinioïdées dans les régions tempérées (exception du genre *Cercis*). Ces exceptions sont en nombre peu important à côté de la masse des genres qui constituent les Césalpinioïdées africaines et américaines. C'est pourquoi nous plaçons la sous-famille des Césalpinioïdées dans le Type 7. Certes, il existe des liaisons entre genres asiatico-malais et l'Afrique, mais elles furent peu fréquentes. Tels *Sindora* (Type 2) (17 sp. asiatico-malaises) avec une seule dans la forêt littorale gabonaise); *Afzelia* (= *Pahudia*), *Erythrophleum*, africains et indo-malais; *Dialium* (1 sp. asiatique). *Cercis*, une Bauhiniée appartient très nettement à la flore tempérée avec une espèce méditerra-





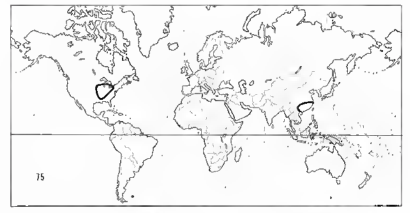


Fig. 73. — Types de répartition par transport marin et le long des rivages. Distribution du genre **Intsia** (traits pleins) et du genre **Trachylobium** (pointillé).

Fig. 74. — Distribution du genre **Delonix** (Type 7), Césalpiniées.

Fig. 75. — Distribution du genre **Gymnocladus** (Type 3), Césalpiniées.

néenne et au Moyen Orient (*C. siliquastrum*) et plusieurs espèces aux U.S.A. (Type 1).

Il est donc permis de penser que la flore laurasienne fut pauvre en Césalpinioïdées et qu'en conséquence la richesse floristique actuelle américaine et surtout africaine, est très nettement gondwanienne. Les Césalpinioïdées eurent une expansion explosive, phylétique et territoriale, sur les continents jumelés Afrique-Amérique coïncidant avec l'installation dans le Gondwana de la bande équatoriale.

D'autres liaisons récentes s'établirent entre Asie et Afrique par voie littorale et maritime, tel *Intsia bijuga* reliant Madagascar et les pays indopacifiques.

CÉSALPINIÉES (EUCÉSALPINIÉES)

On range dans cette tribu 25 à 30 genres, à distribution très variable d'un groupe à un autre. Un premier groupe est tempéré (Type 2), *Gymnacladus;* une aire Est U.S.A., une deuxième aire subtropicale Sud-Chine, chacune d'elles à une seule espèce. On peut lui adjoindre le genre tempéré-subtropical *Gleditschia;* une aire Est U.S.A. (2-3 sp.), une seconde aire sud-américaine (1 sp. au sud de l'équateur), une aire asiatique au sud de la mer Caspienne (1 sp.) et plusieurs aires en Chine, Formose, Japon; une aire enfin aux Iles Philippines. Disjonction africaine remarquable.

Dans un second groupe nous rangeons plusieurs genres américains qui ont des aires satellites africaines, orientales et australes :

Peltophorum (12 sp.) : 2 espèces nord-américaines, 2 en Afrique du Sud et d'autres en Asie du sud-est et en Malaisie.

Parkinsonia (14 sp.) : 11 en Amérique centrale, 1 au Sud-ouest africain, 2 en Afrique orientale, plusieurs en Indochine.

Hoffmanseggia (30 sp?) : tempéré ou subtropical a une aire californienne une aire chilienne et 4 espèces au S.-W. africain.

Hæmatoxylon (4-5 sp.) : d'Amérique centrale et des Antilles, est représenté encore par 1 espèce en Afrique du S.-W., 1 à Madagascar et 1 dans l'Est de l'Inde.

Il est probable que les aires sud-ouest africaines sont dues à des transports maritimes de l'Amérique du Sud vers l'Afrique australe. A côté de ces genres très dispersés, il faut inscrire encore le genre *Cæsalpinia*, à 125 espèces dont de nombreuses lianes : 10 en Afrique australe et 2 seulement sur les côtes de l'Afrique occidentale. On le retrouve en Asie du Sud-est.

Restent au surplus en Amérique 9 genres endémiques, paucispécifiques, à l'exception de *Cercidium* (12 sp.) présent de l'Amérique du Nord au Chili.

Tous ces genres sont représentatifs de formations sèches ou demi-sèches décidues. Il est en outre remarquable de constater que les aires de certains en Amérique du Sud sont coupées en deux par la zone de forêt dense amazonienne : *Cercidium*, *Peltophorum*, *Parkinsonia*, *Gleditschia*,

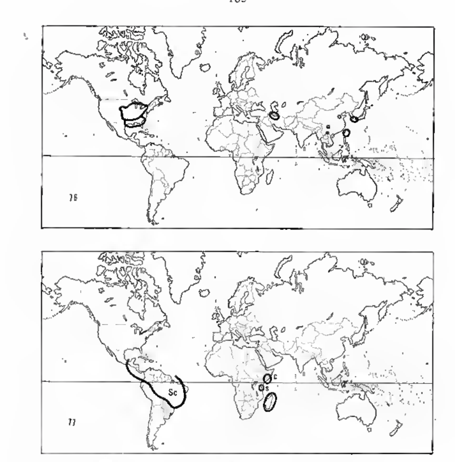


Fig. 76. — Distribution du genre **Gleditschia** (Type 3), Césalpiniées.
Fig. 77. — **Sc**, distribution des genres **Schizolobium; C, Cordeauxia; S, Stuhlmannia; T, Tetrapterocarpon.** (Césalpiniées).

comme d'ailleurs c'est le cas de beaucoup de genres non amazoniens en Amérique du Sud.

En Afrique les Césalpiniées (9 genres) se signalent, outre celles qui sont étrangères et d'origine américaine, par d'autres caractères remarquables. Elles caractérisent, sauf rares exceptions, la flore des régions sèches ou arides, et se concentrent sur la face orientale de l'Afrique, ou à Madagascar. En Afrique du Nord-est notons particulièrement : *Delonix* (2-3 sp.), genre dont le centre de concentration est nettement plus au sud à Madagascar (7-8 sp.), *Cordeauxia* (1 sp.) et *Parkinsonia* américain (2 sp.). En Afrique de l'Est : *Stuhlmannia* (1 sp.). plusieurs *Bussea. Mezoneuron. Pterolobium.* A Madagascar on reconnaît deux genres endémiques. *Tetrapterocarpon* et *Colvillea.* Enfin à l'extrême sud de l'Afrique. *Umtiza* (1 sp.).

Des espèces de lianes des genres *Pterolobium* et *Mezoneuron* existent aussi en Asie et en Malaisie.

Notons enfin que le genre africain oriental *Bussea* a détaché 1-2 espèces dans les forêts denses guinéo-congolaises. C'est la seule exception d'une Césalpiniée arborescente dans la forêt humide de l'Ouest.

Avec un découpage aussi excessif de la tribu, il est difficile de tracer les limites d'une aire générale. Les transports transocéaniques et le long des rivages marins ont probablement joué un grand rôle dans cette dispersion.

Cette flore est laurasienne. provenant pour les genres américains d'un centre occidental laurasien, les migrations vers le sud étant jalonnées par les espèces demeurées en région tempérée aux U.S.A. Les genres africains tapissant la face de l'Afrique tournée vers l'Océan Indien proviennent vraisemblablement de l'aire centrale et orientale de l'ancienne bande laurasienne équatoriale, marquée par les aires vestiges des *Gleditschia* iraniens et chinois.

Les débordements d'aires vers l'Arabie, l'Inde et au delà sont dus à des migrations peut-être quaternaires.

Notons enfin un genre asiatique et malais *Acrocarpus* (3 sp.) et un genre indien monospécifique de lianes épineuses *Wagatea.*

La curieuse distribution en Afrique des Césalpiniées orientale, australe et malgache à l'exclusion quasi-totale de l'Afrique occidentale et centrale, la relation de nombre d'entre elles avec la flore américaine, leur écologie générale, isolent cette tribu des Césalpinioïdées, et suggèrent qu'elle fut un élément caractéristique d'une flore sèche qui occupa l'Afrique et l'Amérique avant le développement de la flore actuelle des forêts denses humides.

Cette flore des Césalpiniées eut une double origine laurasienne à partir d'un centre nord-américain, et d'un centre est-européen et asiatique.

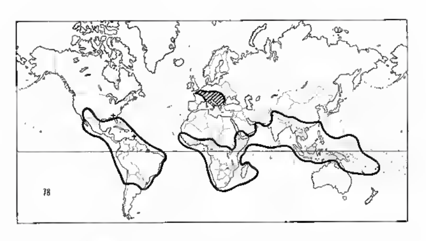
MALPIGHIACÉES

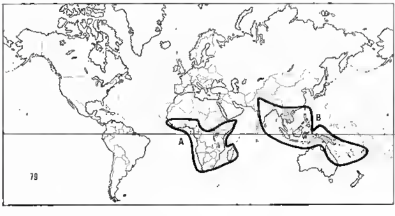
La très importante famille tropicale et subtropicale des Malpighiacées, compte 60 genres et 950 espèces, surtout des lianes (plus de 500 espèces), des arbustes sarmenteux, des arbustes et exceptionnellement de grands arbres. Elle est pratiquement largement répandue sur tous les continents à l'exception des terres les plus australes. Arènes qui a étudié toutes les Malphighiacées vivantes et fossiles [1], signale deux aires fossilifères importantes, l'une en Europe (Europe Centrale, Angleterre méridionale, Grèce (Ile d'Eubée), France du sud-est) l'autre à la pointe nord-est de l'Australie.

Il est nécessaire d'examiner la répartition des espèces en sous-familles, tribus et sous-tribus pour prendre une meilleure compréhension de la distribution de la famille dans le Monde. Les unes sont endémiques américaines, ce sont les plus nombreuses. D'autres sont de l'Asie du Sud-est et de l'archipel malais, d'autres enfin sont africaines ou malgaches.

La sous-famille des Apterygiées (19 genres, 249 espèces) est exclusive-

1. J. Arènes, C.R. des séances de la Soc. de Biogéo. Mars 1957.





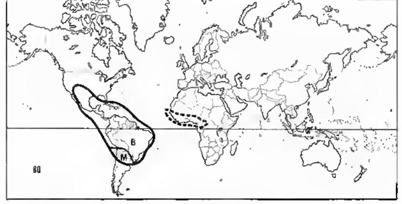


Fig. 78. — Distribution générale des **Malpighiacées**. Zone fossilifère hachurée en Europe. Gîtes fossilifères en Amérique +. D'après ARÈNES (Type 4).

Fig. 79. — A, distribution du genre **Acridocarpus** (Type 7); B, de la sous-tribu des **Aspidoptérygínées** (Type 2). (Malpighiacées).

Fig. 80. — Distribution de la tribu des **Malpighiées américaines**, M (Type 7), comprenant la sous-tribu des **Byrsonimées**, B, ainsi que celle du genre africain **Heteropterys** de la sous-tribu des Banistériées (Type 7).

ment de l'Amérique du Sud. De même dans la 2e sous-famille des Ptérygophorées, les sous-tribus des Mascagniinées, des Banistériinées et la tribu des Tricomariées, au total 24 genres et 501 espèces. Ne font exception dans ce groupe américain, que le genre monospécifique *Digoniopteryx* (Mascagniinées) qui est malgache et une espèce de l'Afrique occidentale, la seule du genre *Heteropterys* (97 espèces) de la sous-tribu des Banistériinées.

La présence d'une unique espèce africaine du genre *Heteropteryx* est probablement imputable à des transports transatlantiques; c'est un cas relativement fréquent d'apports sporadiques américains à la flore continentale africaine. Celle du genre monospécifique *Digoniopteryx* à Madagascar est pour l'immédiat inexplicable. L'endémisme des Malpighiacées américaines est le fait essentiel. Ces 43 genres et 750 espèces sont pour nous dérivés de la partie la plus occidentale de la bande laurasienne primitive permo-triasique. Cette flore dans sa migration d'ensemble vers le sud, a d'ailleurs laissé sur place quelques relictes dans les U.S.A. Citons 1 *Brysonima* dans le sud de la Floride, 2 espèces au Texas (*Malpighia*, *Thryallis*), et 4 espèces de l'Ouest du Texas au Sud de l'Arizona (*Aspicarpos* 3 sp., *Januria* 1 sp.). Au Mexique, on compte encore 16 genres endémiques dont le genre *Banisteria* avec 100 espèces est le plus grand de la famille.

L'Afrique est moins bien partagée. Quatre genres y sont endémiques, 3 mono- ou pauci-spécifiques (*Flabellaria*, *Rhinopteryx*, *Flabellariopsis*) et *Triaspis* (17 sp.); *Caucanthus* (5 sp.) de l'Afrique de l'Est, avance une espèce au Yémen. *Acridocarpus* est surtout africain et malgache (28 sp.), mais ARÈNES lui rapporte en outre 2 espèces, l'une dans l'Inde et en Arabie méridionale, une autre encore qui serait curieusement isolée en Nouvelle-Calédonie. Le genre *Sphedammocarpus* est d'Afrique du Sud (8 sp.), de Madagascar et des Mascareignes (12 sp.).

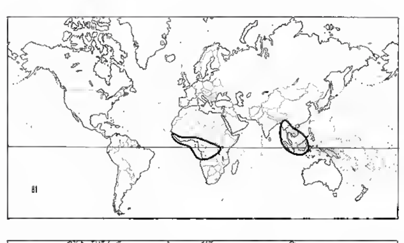
Le genre *Tristellania* a deux aires largement disjointes, l'une africano-malgache et des Mascareignes (19 sp. malgaches, 1 sp africano-malgache).

Présents en Afrique ou à Madagascar et aux Mascareignes nous comptons au total 14 genres et 96 espèces.

Il faut rapprocher cette aire africaine de l'importante aire des fossiles tertiaires européens, pour comprendre que ce groupe africain est issu de la partie centrale (européenne) de la bande tropicale laurasienne. Nous pouvons marquer notre étonnement qu'il y ait pratiquement aucune liaison entre les flores américaines et africaines des Malpighiacées en dépit de la soudure des deux continents dans la Pangée. Les aires de deux blocs floristiques sont monocontinentales (Type 7). Les petites aires isolées dans le sud-est de l'Arabie et l'Inde de l'Ouest, du genre essentiellement africain et malgache *Acridocarpus* sont des témoins de la liaison qui a autrefois existé entre le continent africain, dont l'Arabie ne fut que le prolongement, et les territoires adjacents asiatiques.

La sous-tribu des Aspidopteryginées est typiquement laurasienne (Type 2), par son aire de l'Asie du Sud-est et de l'archipel malais, avec 8 genres et 141 espèces. Cette aire se prolonge en Océanie (*Rhysopterys*).

Cependant la présence de fossiles dans le nord-est de l'Australie, et les espèces isolées océaniennes des genres africano-malgaches, *Acrido-*



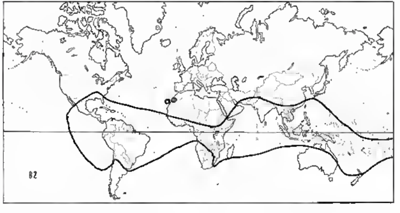




Fig. 81. — Distribution des **Irvingiacées** : **Irvingia** asiatique et africain (Type 2) et autres genres africains (Type 7).

Fig. 82. — Distribution de la famille des **Sapotacées** (Type 4).

Fig. 83. — Distribution du genre **Manilkara**, d'après VAN ROYEN pour la Malaisie (Type 4).

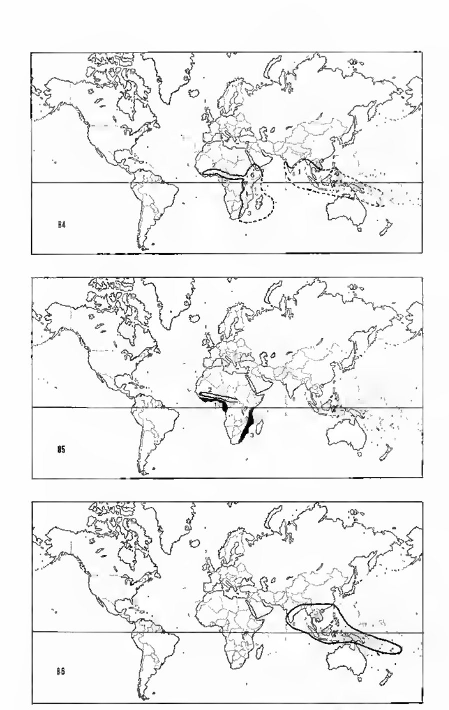
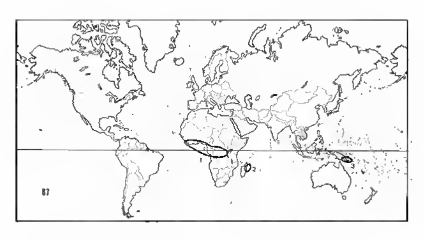


Fig. 84. — Distribution du genre **Mimusops**, faisant ressortir par l'indication du nombre des espèces les centres de concentration de l'Afrique Orientale et de Madagascar (Type 7), Sapotacées.

Fig. 85. — Distribution des **Tieghmellinées, Mimusopoïdées** (Type 7), Sapotacées : **1, Tieghmella, Baillonella; 2, Butyrospermum; 3, Vitellariopsis.**



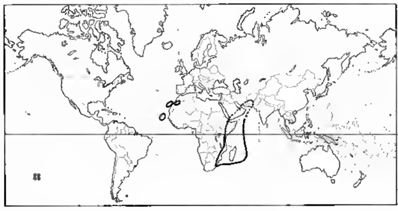




Fig. 86. — Distribution des **Madhucoïdées** (Type 2), Sapotacées.
Fig. 87. — Distribution des **Omphalocarpées** (Type 6), Sapotacées.
Fig. 88. — Distribution des **Sidéroxylées** (Type 7), Sapotacées.
Fig. 89. — Distribution de la famille des **Sarcospermées** (Type 2).

carpus, *Tristellasia*, peut donner à penser qu'il s'agirait des traces de lignées gondwaniennes d'avant la séparation de l'Australie de la Pangée. Au total les Malpighiacées asiatiques et océaniennes compteraient approximativement 5 genres et 78 espèces.

Cette prépondérance américaine des Malpighiacées avait incité ARÈNES à exposer que le centre d'origine de la famille était américain, et qu'elles avaient ensuite migré et évolué en Afrique, en Europe, puis à l'extrémité orientale de leur aire en Asie du sud-est et en Océanie.

Notre explication est très différente puisqu'elle part de la bande laurasienne équatoriale avec 3 centres d'où seraient originaires les groupes primitifs des proto-Malpighiacées, l'un à l'ouest, l'autre au centre, le troisième en Asie du Sud-est et dans l'archipel malais. La possibilité de l'existence d'un groupe gondwanien antérieur au détachement de l'Australie de la Pangée expliquerait l'extension de la famille en Australie, Nouvelle-Calédonie et aux îles Fidji.

SAPOTACÉES

Cette considérable famille qui compte au moins 128 genres est répandue dans tout le monde tropical (Type 4). Un seul genre, *Bumelia*, a des représentants dans la zone tempérée (U.S.A.); il a été aussi retrouvé à l'état fossile en Europe et, probablement aussi, vivant, en Indochine. Il est laurasien, et d'origine américaine. Il est à la base d'un phylum de plusieurs genres nettement tropicaux. L'aire des espèces des U.S.A. peut être classée dans le Type 1, bien qu'il se soit répandu en Amérique du Sud et peut-être aussi en Asie. C'est à ma connaissance le seul genre de Sapotacées qui ait des reliques tempérées. Le groupe des Buméliées rassemblant des genres américains et des genres du sud-est asiatique est du Type 3.

Deux groupes importants forment la sous-famille des Madhucoïdées (tribus des Palaquiées et des Madhucées) qui est exclusivement indo-pacifique (Type 2).

Les Manilkarées sont répandues dans tous les continents, avec une expansion considérable en Amérique, en Afrique et à Madagascar. Le groupe est donc gondwanien du Type 4. Le genre *Manilkara* est le seul de la famille qui soit répandu sur tous les continents.

Les Mimusopinées sont exclusivement malgaches et africaines (Type 7), à l'exception d'une seule espèce des régions maritimes indo-pacifiques (jusqu'à Hawaï) (Type 7). L'origine de la tribu est vraisemblablement malgache.

Le groupe des pentasépalées est le plus important par le nombre des genres et leur emprise territoriale. Elles comptent des archétypes laurasiens asiatiques et malais de la tribu des Mixandrées et du genre *Eberhardtia* (Type 2). Mais la plupart des genres divisés en Poutériées, Chrysophyllées, Malacanthées, Lecomtedoxées, Kantouées, sont américains, africains, malgaches, australiens et constituent un vaste groupe gondwanien du Type 7, Les phylums ont souvent de grandes affinités d'un continent à l'autre.

mais il n'y a pas de genres communs d'un continent à l'autre (rares exceptions).

Reste le cas très spécial de Madagascar et des Sidéroxylées (Type 7). Madagascar d'un point de vue général est un centre remarquable d'évolution et de dispersion des Sapotacées, notamment des Mimusopinées et Manilkarées. Son abondance en Sidéroxylées, l'extension assez extraordinaire du genre *Sideroxylon* aux îles atlantiques, l'absence du genre sur tout le continent africain tropical à l'exception d'une unique espèce (*s. lat.*) sur la côte orientale d'Afrique, fait ressortir l'étrangeté de l'actuelle position très méridionale de Madagascar. La logique phytogéographique s'accorderait mieux d'une position plus septentrionale. C'est un des arguments qui suggèrent que l'île occupa autrefois une situation plus septentrionale, à la hauteur de la côte kenyenne-somalienne, à une époque du passage de l'équateur dans sa descente apparente vers le sud. De la même façon se comprendrait mieux la diffusion dans la bande équatoriale de forêt dense africaine des Mimusopinées à partir du centre malgache de dispersion.

La petite famille des Sarcospermacées proche des Sapotacées est du Type 2 (Fig. 89).

CONCLUSIONS. — DISCUSSION DES HYPOTHÈSES FONDAMENTALES DE LA THÉORIE

Nous avons montré, d'après la connaissance de nombreuses aires actuelles d'Angiospermes tropicales (familles, tribus, genres), qu'il était possible à partir de notre théorie, d'en expliquer la distribution de façon satisfaisante et cohérente, celle-ci étant rapportée à 7-8 types principaux. Nous n'avons pas poursuivi ces essais hypothétiques de chorologie au delà de 110 groupes floristiques (familles, tribus, genres, espèces). Mais cette étude nous a paru suffisante pour faire apparaître la vraisemblance de la théorie, et plus généralement encore celle de l'hypothèse de l'origine polytopique des groupes d'Angiospermes étudiés. Ces Angiospermes sont issues de la bande équatoriale, depuis la fin du Permien et durant le Mésozoïque, prenant la suite des Gymnospermes, d'abord dans la Laurasie pour les plus primitives, puis à mesure que cette bande bioclimatique s'infléchissait vers le sud, dans le Gondwana, un même groupe floristique pouvant donc avoir des branches laurasiennes, les plus anciennes en principe, puis des branches gondwaniennes. La distinction des deux flores laurasienne et gondwanienne, sans doute n'est pas absolue, mais elle est justifiée et commode car elles sont liées à des centres d'origine différents, les uns dans l'ancienne Laurasie c'est-à-dire de l'Amérique du Nord, à l'Europe-Méditerranée, au Moyen-Orient et à l'extrémité à l'Asie du Sud-est et à l'archipel malais, les autres enfin au Gondwana, c'est-à-dire dans les continents actuels, Amérique du Sud, Afrique continentale, Madagascar, Australasie.

Notre théorie s'applique aux faits actuels de la distribution dans le monde des groupes floristiques, mais l'explication de la position et de la

migration des aires repose inévitablement sur un certain nombre d'hypothèses. Celles-ci sont implicites ou exposées sommairement dans le préambule de la présente étude. Cependant certaines obscurités demeurent, que nous allons tenter d'éclairer.

1° L'évolution des flores s'est manifestée initialement dans la zone la plus chaude du globe, c'est-à-dire dans la bande bioclimatique équatoriale.

Il n'existe aucune preuve qu'il en fut ainsi. Les présomptions ne manquent pas et beaucoup de botanistes aujourd'hui les admettent (Van Stenis). 1) Les familles considérées généralement comme les plus archaïques sont tropicales. C'est un fait. Les 3 ordres que nous avons examinés en premier lieu font partie du monde tropical. 2) La flore des régions tropicales humides est très riche en genres et espèces. Il semble donc que la diversification phylétique y ait été plus active, bien qu'aucune corrélation n'ait été établie entre l'existence de conditions très favorables à la biologie des espèces et leur phylétisme.

Par ailleurs, des hypothèses ont été émises sur une périodicité de 250 MA des variations thermiques de la Terre, en rapport avec des variations de l'intensité du rayonnement solaire, et sur l'augmentation de la température moyenne d'une période aux suivantes, avec un relèvement des minima et des maxima (E. Opik). On peut concevoir qu'aux minima les plus bas des âges géologiques anciens, ceux-ci furent assez bas pour que la flore ait totalement disparu, ou du moins qu'elle n'ait subsisté que dans la région la moins froide, c'est-à-dire dans la bande équatoriale. Le rôle conservateur de cette bande fut marqué dans ces périodes de refroidissement. Bien qu'il semble, selon certains, que dans la période où nous vivons la température moyenne et le minimum aillent en s'élevant, ce rôle subsiste toujours et il expliquerait ainsi la richesse floristique des régions tropicales, autant par conservation que par activité phylétique.

2° L'Asie du Sud-est et son prolongement malais furent un centre d'évolution depuis la plus lointaine origine des flores tropicales. Ce fait se vérifie pour l'ensemble des actuelles flores tropicales des Conifères et des Angiospermes. Il s'explique par la stabilité des conditions climatiques tropicales de ces régions, depuis leur origine. Nous pouvons en tirer cette conclusion que les familles dont une aire de concentration coïncide aujourd'hui avec ces régions tropicales sont parmi les plus archaïques, ce que confirment ordinairement les systématiciens. La distribution de ces familles a d'ailleurs pu s'étendre vers l'Asie continentale et l'Australie subtropicales ou même tempérées chaudes.

3° Les flores tropicales prirent naissance dans toute la bande équatoriale. Nous croyons qu'il y eut plusieurs centres d'origine, le centre sino-indo-malais n'étant que le plus oriental. Les autres ont pratiquement disparu et les flores vivantes n'en portent plus trace. Seule l'étude des fossiles pourrait apporter des preuves. Malheureusement les impossibilités et les incertitudes de la phytopaléontologie ne le permettent pas. Sera-t-il possible un jour de bien connaître la phytopaléontologie de l'Alaska, du Groenland et de la Sibérie?

Sur ce point nos idées à priori diffèrent de celles des botanistes qui ont conclu que du fait incontestable de la grande densité des familles les plus archaïques dans le sud-est asiatique celles-ci avaient là leur unique origine. Oui, mais pourquoi pas aussi dans toute l'ancienne bande équatoriale. Pourquoi placer dans cette seule région extrême orientale le paradis originel des plantes. Il est plus logique de penser que la flore tropicale naquit dans toute région où existaient des conditions favorables, c'est-à-dire initialement dans toute la bande équatoriale ancienne laurasienne. L'origine polytopique des groupes floristiques nous paraît une hypothèse plus satisfaisante pour l'esprit que celle d'un unique centre d'origine.

Par ailleurs il existe sur tous les continents des familles endémiques très archaïques, peut-être moins nombreuses que dans l'Extrême-Orient. La considération d'un unique centre sino-malais berceau de toutes les Angiospermes tropicales, oblige aussi à imaginer des migrations très aléatoires ultérieures de flores sur des distances considérables.

4° A l'époque de la naissance des Conifères et des premières Angiospermes (permo-triasique!). l'équateur s'étendait depuis l'Asie du Sud-est à l'Alaska. Cela résulte de l'existence d'une flore de Conifères tropicaux dans ces pays septentrionaux devenus froids que sont l'Alaska, le Groenland, le Spitzberg et la Sibérie (Florin). On est ainsi amené à placer la bande équatoriale depuis les stations où des fossiles de Conifères tropicaux ont été reconnus, jusqu'à l'Asie du Sud-est où ils existent encore aujourd'hui. Cela conduit à envisager une position de l'Alaska mésozoïque à une latitude beaucoup plus faible que dans sa position actuelle. Depuis que les théories mobilistes des continents paraissent admises dans l'esprit de ceux qui tentent de retracer l'histoire de la Terre, toutes les audaces sont permises, pourvu qu'elles ne soient pas invraisemblables et qu'elles soient reconnues indispensables pour expliquer la distribution des groupes floristiques.

5° Il est indispensable aussi d'admettre l'existence d'un monocontinent permien, la Pangée, où se soudaient plus ou moins les socles de l'Amérique du Sud, de l'Afrique, de l'Australie, du continent antarctique et de leurs satellites. Pour concrétiser la Pangée, nous avons reproduit un croquis largement répandu depuis Wegener, modifié pour tenir compte des conditions climatiques nécessaires à l'évolution et au déplacement — en principe terrestre — des groupes floristiques tropicaux.

Nous avons rapproché ainsi le plus possible l'Australie de la bande équatoriale permo-triasique, rapprochement nécessaire pour expliquer, conformément à notre hypothèse fondamentale, la formation d'une flore australasienne gondwanienne originale, ayant toutefois des affinités, et ayant donc eu des possibilités de liaison, avec la flore africaine et la flore indienne. De même nous avons placé le plus près possible de la zone chaude australienne le continent antarctique pour que les conditions écologiques régnantes au sud de la Pangée soient favorables au passage des flores au sud de l'Afrique jusque dans la pointe de l'Amérique du Sud. Sans quoi les migrations évidentes dont nous constatons aujourd'hui les traces

dans de nombreux cas seraient incompréhensibles et invraisemblables.

On considère habituellement que la Pangée comprenait au nord la Laurasie (Amérique du Nord, Europe, Asie et son prolongement malais), séparée du Gondwana par la Mésogée, celle-ci sujette à de grandes variations de largeur et de rivage au cours des temps.

6° Le maintien des flores tropicales archaïques dans le sud-est asiatique, alors qu'elles ont disparu plus à l'ouest, implique un déplacement réel général du monocontinent pangéen vers le nord par un pivotement centré vers l'Asie du Sud-est, d'où un déplacement apparent de l'équateur vers le sud. Nous avons supposé, pour fixer les idées, que la rotation était de 12° sur notre croquis. La conséquence capitale est que l'Asie du Sud-est et la Malaisie demeurèrent depuis le Permo-trias dans la bande équatoriale, expliquant la persistance en Extrême-Orient d'une flore tropicale archaïque. A l'opposé, vers l'extrême ouest, le refroidissement survenu fit disparaître les flores chaudes laurasiennes de Conifères et d'Angiospermes primitives établies de l'Alaska à la Sibérie. Cette valeur, très hypothétique de 12° n'a pas d'autre raison que de placer la bande équatoriale en fin de déplacement dans une position relativement peu éloignée de sa position présente, et de telle sorte que cette bande où naissent et évoluent les flores nouvelles (gondwaniennes) puisse balayer dans sa migration une grande partie de l'Afrique du nord au sud.

7° Une partie de la flore chaude laurasienne suivit le déplacement réel de la végétation équatoriale vers le sud-ouest à partir des divers centres laurasiens par les voies géographiquement et écologiquement possibles, et les groupes déplacés occupèrent des positions de plus en plus méridionales jusqu'à leurs aires actuelles. Dans cette migration d'ensemble, certains éléments floristiques se fixèrent dans les régions tempérées, et peuvent être considérés comme des témoins du déplacement des flores du nord vers le sud (Type 1). Malheureusement il ne reste que peu de témoins de ces migrations survenues au Crétacé déjà avant le démembrement de la Pangée. Nous ne connaissons généralement d'une façon sûre que les points d'arrivée et quelques stations de fossiles.

8° Après le démembrement de la Pangée, les flores évoluèrent librement, prisonnières ou presque de leur continent respectif. L'Australie en particulier se rapprocha de l'archipel malais avec lequel elle eut au Tertiaire de nombreux échanges floristiques, qu'elle eut d'ailleurs probablement déjà avant, quand elle était encore proche du continent africain. Le continent antarctique se déplaçant vers le sud, finit par être recouvert par l'inlandsis polaire.

9° Très fréquemment la recherche des types d'aires fait apparaître des cas de disjonctions de l'Afrique dans un même groupe, entre une aire américaine et une aire asiatique (Type 3). J'avais déjà signalé, en 1955, ces curieux cas de disjonctions africaines (3), alors que beaucoup de groupes floristiques sont présents partout à la fois en Amérique, en Afrique, en Asie et en Australasie. Pourquoi si tous les groupes eurent la possibilité

de se déployer du nord vers le sud, certains furent-ils arrêtés ou disparurent-ils de l'Afrique?

Il est vraisemblable que quelques groupes trouvèrent à certaines périodes des obstacles physiques à leur déplacement. Sur le chemin de l'Europe méditerranéenne à l'Afrique tropicale, l'obstacle auquel on pense immédiatement est celui de la Mésogée qui à certaines époques géologiques fut très large. Un autre obstacle possible furent les longues périodes d'aridité de l'intérieur du continent africain. Elles sont signalées par les géographes et les géologues. Le Sahara fut tantôt couvert de végétation, dont il reste des fossiles, bois silicifiés notamment, tantôt désertique, et même partiellement coupé par la transgression de la mer cénomanienne. Nous savons que même au Quaternaire, si proche de nous, le Sahara connu des changements de climat et de flore. Comme les migrations de la flore laurasienne s'établirent sur des dizaines de millions d'années, entre le Permien et le Tertiaire, et qu'elles se produisirent à des époques variées, on peut concevoir comment certains groupes floristiques franchirent tous les obstacles (mers, déserts) durant des périodes privilégiées, tandis que l'autres se heurtèrent à des barrières infranchissables en d'autres temps. La connaissance des changements survenus dans la face de la Terre, du Secondaire à nos jours, devrait être à la base de l'explication des anomalies dans la distribution des familles en Afrique. Malheureusement cette connaissance est encore incomplète et insuffisamment sûre.

Il faut remarquer que l'importance de la Mésogée fut très variable et que des connections épisodiques de l'Europe à l'Afrique du nord au sud permirent vraisemblablement des passages de flores, soit à l'ouest par l'Espagne et le Maroc, soit au centre, soit plutôt peut-être à l'est, de l'Europe centrale à l'Asie mineure, à l'Égypte et l'Arabie.

A l'ère mésozoïque on admet parfois que l'Europe était en grande partie noyée sous des mers peu profondes et réduite à de multiples îles avec des aires marécageuses. C'est un argument qui fut opposé à l'hypothèse d'une origine nordique des Angiospermes par ceux des botanistes qui envisageaient de préférence des origines australes où les terres émergées, les boucliers antécambriens s'étendaient sur des superficies très importantes. Pour nous, l'évolution des plantes ne paraît pas conditionnée au premier chef par l'étendue des terres à coloniser, mais par des conditions biologiques favorables régnantes. Celles-ci pouvaient exister dans l'hémisphère boréal, en Europe en particulier sur tous les massifs orographiques, sur toutes les terres basses surchauffées et humides, sous climat équatorial.

En ce qui concerne les migrations, non plus dans le sens des méridiens, mais latitudinaux, il est certain que des relations floristiques existaient, dans la Pangée entre futurs continents. Les affinités entre flores continentales sont trop fréquentes et trop grandes pour qu'il en fut autrement. Cependant on ne peut manquer d'être étonné de l'importance des groupes floristiques monocontinentaux endémiques (Type 7) qui témoignent d'une indépendance réelle acquise par chaque flore continentale après la dislocation pangéenne, et de l'évidence d'évolutions parallèles à l'intérieur d'un même groupe, d'un continent à un autre, témoignant aujourd'hui d'affinités certes, mais d'indépendance finale.

En revanche l'existence d'un centre laurasien américain l'opposé du centre est-asiatique et malais ne me paraît pas douteuse. Il est également étonnant que les liaisons directes Asie du Sud-Est-Afrique soient aussi peu évidentes. Actuellement il y a entre ces régions entre le Pakistan et l'Afrique orientale, les obstacles majeurs des déserts, des steppes, de la mer et des climats peu favorables à la végétation. L'existence d'aires reliques sur la côte occidentale d'Afrique appartenant à des aires de l'Asie du Sud-est, sans jalons témoins sur la voie directe oblige à considérer ces aires maritimes restreintes de l'Afrique occidentale comme dérivées d'aires laurasiennes septentrionales lesquelles le long de l'ancienne bande équatoriale européo-asiatique étaient en relations avec l'aire mère du sud-est asiatique.

D'autre part il faut considérer que l'obstacle de la mer ouralienne et de la Mésogée s'opposa à la possibilité de communications au Mésozoïque entre l'Afrique et l'Asie de l'Est.

10° Madagascar est couvert d'une végétation tropicale apparentée à celle de l'Afrique. Elle compte aussi de nombreux genres et espèces endémiques qui conformément au postulat que nous avons admis laissent penser qu'ils se formèrent surtout dans la bande équatoriale. Or Madagascar aujourd'hui dans sa position face au Mozambique est très loin de l'équateur. Il serait vraisemblable qu'autrefois l'île se fusse trouvée plus au nord, à hauteur de la côte kenyenne et somalienne et qu'elle fut alors balayée par la bande tropicale se déplaçant du nord au sud, et qu'ainsi à certaines époques, elle fut soumise à un climat sub-équatorial. Ce ne serait qu'au cours du démembrement général de la Pangée qu'elle suivit le mouvement de dislocation général et vint occuper la place où elle est aujourd'hui, relativement loin de l'équateur.

Les arguments floristiques laissant présumer le bien-fondé de cette hypothèse ne manquent pas. Nous en avons relevé plusieurs dans les commentaires chorologiques accompagnant la description des aires géographiques, notamment par exemple les genres communs à l'Éthiopie et à Madagascar, aujourd'hui placés dans des aires éthiopienne et malgache décrochées l'une par rapport à l'autre.

11° La flore endémique australo-papoue est principalement issue de la partie de la Pangée correspondant à la Nouvelle-Guinée et au nord du continent australien. Elle a donné naissance aux familles australes caractéristiques dont quelques-unes ont atteint le continent africain, l'Afrique du Sud en particulier, et même l'Amérique du Sud par le passage antarctique.

12° Le pivotement de la bande équatoriale laurasienne avec sa flore s'est manifesté avant le démembrement de la Pangée. Sont restés en place des groupes adaptés aux conditions des nouveaux climats tempérés chauds, puis froids qui apparaissaient. Quelques-uns ont disparu ensuite, c'est ainsi que des fossiles tertiaires d'angiospermes tropicales sont connus dans des régions à climat tempéré, en Europe spécialement.

Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.

ADANSONIA, ser. 2, 14 (2) : 199-214, 74.

NOTES CYPÉROLOGIQUES : 21. LES *FICINIA* DANS LES HERBIERS ANCIENS DU MUSÉUM DE PARIS

par J. RAYNAL

RÉSUMÉ : Une revue des matériaux anciens de *Ficinia* entraine la rectification de certaines synonymies classiques; il en résulte quelques changements nomenclaturaux inévitables pour des espèces bien connues de ce genre et du genre *Isolepis* en Afrique du Sud ainsi qu'en Australie et en Nouvelle-Zélande.

SUMMARY: A review of the old collections of *Ficinia* in Paris results in correcting some classical identifications; a few unavoidable changes are needed in nomenclature of both genera *Ficinia* and *Isolepis* in South Africa, Australia and New Zealand.

***

Ayant eu à déterminer quelques représentants du genre presque exclusivement sud-africain *Ficinia*, j'ai été amené à remettre en ordre des collections demeurées à peu près intactes depuis leur examen par C.-B. CLARKE en 1888. Examen un peu rapide, sans doute, car ce botaniste réputé, habituellement digne de foi, a pour une fois commis quelques erreurs surprenantes.

Cette révision m'a entraîné au-delà des limites d'une pure opération de routine; en consultant les herbiers anciens conservés à Paris, j'ai fait des découvertes inattendues. Sans respecter la chronologie, mais par désir de clarifier autant que possible cet exposé, je commencerai par l'herbier de POIRET :

HERBIER DE POIRET

Scirpus gracilis Poir.

Après une brève description dans l'Encyclopédie Méthodique en 1805, cette espèce est demeurée longtemps obscure. En créant, pour l'échantillon *Zeyher 32* [1], son *Ficinia gracilis*, SCHRADER **(31)** insiste bien sur l'absence

1. Spécimen dont l'exemplaire parisien, bon isotype de l'espèce, porte pourtant une étonnante détermination autographe de CLARKE : « *Ficinia* (? *brevifolia* Nees), C.-B. Clarke Aug. 1888. »

de tout point commun avec *Scirpus gracilis* Poir., nom auquel ZEYHER (**39**) avait rapporté, avec doute, sa plante. Pour SCHRADER, *S. gracilis* Poir. n'est même pas un *Ficinia.* Ce n'est pas l'avis de KUNTH (**13**) qui, reclassant la plante de POIRET dans *Ficinia*, en fait un *F.? poiretii* Kunth. Beaucoup plus tard, CLARKE, ayant examiné le type de POIRET (*Du Petit-Thouars 17*, Cap de Bonne Espérance), le déclare (**8**) bien conspécifique de *Ficinia gracilis* Schrad. Il est difficile de comprendre comment CLARKE a pu concevoir cette détermination. Le type de *Scirpus gracilis*, qui porte effectivement le *determinavit* de CLARKE (pl. 1), est un échantillon tout à fait représentatif d'une espèce bien différente, *Ficinia ecklonea* (Steud.) Nees, distincte tant par l'aspect extérieur de son inflorescence que par la forme de ses glumes [1].

Le binôme *Scirpus gracilis* Poir. 1805 est largement prioritaire sur *Scirpus eckloneus* Steud. 1829. Heureusement l'existence de *Ficinia gracilis* Schrad. interdit le réemploi de l'épithète de POIRET dans *Ficinia.* Toutefois, pour LEVYNS (**16**, **18**) l'espèce est à classer dans *Scirpus*, le disque hypogyne ne persistant pas franchement sur l'akène, et l'espèce révélant par ailleurs des affinités avec d'autres *Scirpus* sud-africains (espèces qui, dans une circonscription générique plus étroite, et que j'adopte (**27**), appartiennent au genre *Isolepis*). En fait les ressemblances sont nombreuses entre plusieurs espèces des genres *Isolepis* et *Ficinia* au Cap; ainsi s'explique la confusion entre *Scirpus marginatus* Thunb. et *Ficinia filiformis* auct. (voir plus loin). Il n'est pas étonnant que la délimitation de ces deux genres soit difficile; sans prendre parti dans le cas de *Ficinia ecklonea*, notons que l'épithète *gracilis* est utilisable dans *Scirpus*, mais qu'elle ne l'est pas dans *Isolepis*; en effet *Isolepis gracilis* (Poir.) Nees 1836 est illégitime (*non I. gracilis* Sweet 1827 *nec* Nees 1834).

Cyperus crinitus Poir.

C'est également en 1805 que POIRET décrivit, au sein de l'article *Scirpus* de l'Encyclopédie, un ' *Cyperus* ' *crinitus.* Si ce n'est une simple erreur typographique, cette graphie résulte manifestement d'un *lapsus calami.* En effet :

1° Cette description s'insère dans une longue liste de *Scirpus*; or l'ordre régulièrement suivi dans l'Encyclopédie est alphabétique.

2° Le protologue compare la nouvelle espèce aux '*Cyperus*' *festucoides*, *acicularis* et *setaceus*, qui sont en fait les *Scirpus festucoides* et *acicularis* décrits à la même page, et à aucun véritable *Cyperus.*

3° Sur son exemplaire de l'Encyclopédie, POIRET a corrigé de sa main *Cyperus* en *Scirpus.*

4° Le spécimen-type, *Du Petit-Thouars 12* (pl. 1) porte, de la main de POIRET, sans rature aucune, le seul nom *Scirpus crinitus.*

Pour en terminer avec les erreurs de cet article, POIRET indique la plante comme récoltée à Madagascar, alors que l'holotype porte bien l'indi-

1. A souligner que selon la Flora of the Cape Peninsula (**18**), *F. gracilis* Schrad. n'existe pas avec certitude dans la région du Cap. Or, DU PETIT-THOUARS, comme nombre de botanistes faisant à cette époque escale au Cap, ne s'est guère écarte de celle région.

cation ' C.B.E. ' (Cap de Bonne-Espérance); c'est sur un isotype conservé dans son herbier personnel que Poiret a inscrit ' Madagascar '.

Quoi qu'il en soit, le binôme *Cyperus crinitus* Poir. me semble validement publié tel quel. Aucune correction n'a été ultérieurement publiée par Poiret; je l'accepte par conséquent sous cette forme [1].

Le type de *Cyperus crinitus* Poir. est clairement conspécifique d'échantillons cités par Clarke sous *Ficinia bergiana* Böck. (7, 8). Dans la première de ces publications Clarke créait aussi un *F. bergiana* var. *capillaris*, donné comme variété nouvelle (*nom. nud.*) mais reprenant une épithète spécifique inédite de Nees. En fait il doit s'agir de *Ficinia filiformis* var. *capillaris* Nees, mais comme Clarke ne cite pas ce nom, il est préférable de considérer sa variété nouvelle comme invalide. De toute façon, d'une part le nom de Nees est illégitime, comme nous le verrons ci-dessous; d'autre part le seul spécimen cité par Clarke (*Drège 67* in herb. Delessert, G!) se classe à mon avis sous *F. oligantha*.

En 1921 Pfeiffer (24) reprend *F. bergiana* et sa var. *capillaris* sous *F. filiformis*. Enfin Levyns (17) établit que *Ficinia bergiana* Böck. est tout autre chose (= *F. tristachya* (Rottb.) Nees); désirant, à l'inverse de Pfeiffer, distinguer au rang spécifique la plante de Clarke de *F. filiformis* auct., elle reprend la var. *capillaris* de Nees et crée le binôme *Ficinia capillaris* (Nees) Levyns. Malheureusement la variété de Nees inclut explicitement *Schœnus filiformis* Lam., basionyme de *F. filiformis* (Lam.) Schrad., et se trouve ainsi automatiquement illégitime. En outre, si dans la conception de Nees cette variété inclut également *Isolepis oligantha* (Steud.) Nees, elle ne comprend aucunement la plante visée par Levyns. Le nom variétal de Nees, superflu et illégitime, s'appliquerait donc de toute façon à une plante différente; il en est évidemment de même du binôme de Levyns.

Quoique fréquemment récoltée dans la région du Cap, cette plante ne semble pas avoir reçu d'autres noms. L'épithète de Poiret est disponible et je l'adopte dans une combinaison nouvelle, au rang variétal. En effet une longue comparaison des matériaux des herbiers de Paris et Genève m'a convaincu de l'extrême difficulté de conserver une distinction spécifique entre cette plante et *F. oligantha* (*F. filiformis* auct.); les caractères invoqués par les auteurs et en particulier Levyns (qui cependant admet les deux taxa « very closely allied ») sont très ténus (aspect des gaines basilaires, akène à angles plus ou moins vifs, disque plus ou moins lobé) et la constance de leur corrélation me semble douteuse. De plus les deux taxons sont sympatriques et croissent fréquemment ensemble, à en juger par les collec-

1. On pourrait argumenter que Poiret, en publiant son *Cyperus crinitus* parmi les *Scirpus*, n'a, de ce fait, implicitement « pas accepté » ce binôme sous sa forme effectivement publiée, ce qui le rendrait invalide.

Ce serait là une application bien spécieuse de l'art. 34 du Code de Nomenclature, allant sans doute bien au-delà des intentions de ses rédacteurs. D'ailleurs, tout bien considéré, et même en admettant que Poiret ait eu des doutes sur l'appartenance *générique* de sa plante — supposition très improbable vu les arguments exposés plus haut — il n'avait aucun doute sur la nouveauté de l'*espèce*. Or il est admis par le Code qu'un binôme publié avec une incertitude concernant la position générique demeure valide (art. 34, note 1).



Pl. 1. — *En haut*, spécimen-type de **Scirpus gracilis** Poir. — *En bas*, type et isotype de **Cyperus crinitus** Poir.



Pl. 2. — *En haut*, spécimen-type de **Schœnus filiformis** Lam. — *En bas*, lectotype de **Scirpus oliganthus** Steud.

tions parfois mixtes. Une étude détaillée effectuée localement sur matériel vivant permettrait peut-être d'apporter à cette question des éléments que les exsiccata sont impropres à fournir.

HERBIER DE LAMARCK

Schœnus filiformis Lam.

L'herbier historique de LAMARCK contient bien un échantillon récolté par J. MARTIN (pl. 2), portant de la main de son auteur le binôme *Schœnus filiformis* et correspondant à la description originale. Ce spécimen-type n'est malheureusement pas du tout la plante couramment connue sous le nom de *Ficinia filiformis* (Lam.) Schrad., mais une espèce distincte, commune aussi aux environs du Cap, *Ficinia tenuifolia* Kunth.

La confusion, semble-t-il, remonte à SCHRADER lui-même (**31**); s'il inclut bien le taxon lamarckien dans la synonymie de son *Ficinia filiformis*, il cite également deux autres éléments. L'un est *Isolepis oligantha* Steud., dont les syntypes correspondent effectivement à la définition actuelle de *Ficinia filiformis* auct. L'autre est le spécimen *Sieber 101*, que CLARKE cite (**8**) sous *F. bergiana*, et qui est en effet conspécifique de *Cyperus crinitus* Poir. (voir plus haut). Bref, la conception de SCHRADER recouvrait trois taxons, tous pourvus, il faut le dire, de feuilles finement capillaires. Il est regrettable qu'au cours des révisions ultérieures redécoupant *F. filiformis* le nom se soit égaré sur l'une des « mauvaises » fractions.

Chose étrange, KUNTH (**13**, p. 254) a parfaitement reconnu l'identité du type lamarckien, non dans l'herbier de LAMARCK, mais dans celui de VAHL; ces deux botanistes échangeaient en effet abondamment leurs matériaux : « Specimen *Schœni filiformis* Lamarck, a ipso auctore cum Vahlio communicatum, cum descriptione in Illustrationibus haud quadrat *Ficiniamque tenuifoliam* exhibet ». Et KUNTH insiste (*ibid.*, p. 257), indiquant, dans la synonymie de son *F. tenuifolia* : « *Schœnus filiformis* Lamarck in herb. Vahl. fol. 3, nec Illust. » Le spécimen de l'herbier de VAHL ne semble plus exister aujourd'hui, si l'on en croit la série de microfiches photographiques, mais il ne fait pour moi aucun doute que cet échantillon était un double de celui conservé à Paris. L'erreur de KUNTH est d'avoir vu entre spécimen et description de LAMARCK une discordance purement imaginaire : la brève description « S. culmo tereti filiformi nudo, foliis setaceis, spiculis subternis fasciculatis, involucro diphyllo inæquali » s'applique bien; le seul mot contestable est « subternis » — effectivement repris par KUNTH pour décrire *F. filiformis*, alors que *F. tenuifolia* se distingue par un « capitulo subrotundo ». Le spécimen-type de LAMARCK semble effectivement, vu de face, ne montrer que 3 épillets, alors qu'il en a probablement environ 5, les autres étant masqués et étroitement appliqués par la compression lors du séchage. L'inflorescence est en début d'anthèse et le capitule n'a pas acquis son plein développement.

Bref, il est aujourd'hui inévitable de restituer au nom lamarckien son application originale, et de remplacer *F. tenuifolia* Kunth par *F. filiformis*

(Lam.) Schrad. Il n'est pas dénué d'intérêt de noter que *F. filiformis* est l'espèce-type (*typ. cons.*) du genre *Ficinia* (*nom. cons.*).

D'autre part, il faut trouver un nom pour la plante très longtemps connue sous le nom de *F. filiformis* auct.

La synonymie de *F. filiformis* auct. donnée par CLARKE (8) inclut trois possibles basionymes; ce sont, chronologiquement, *Scirpus marginatus* Thunb. 1794, *Cyperus crinitus* Poir. 1804, *Scirpus oliganthus* Steud. 1829. Nous avons vu plus haut ce qu'est en réalité *Cyperus crinitus* Poir., qui se trouve ainsi éliminé.

L'échantillon de *Scirpus marginatus* de l'herbier de THUNBERG [1] correspond bien à la brève description originale qu'il en donne (37); il n'y a aucune objection à le considérer comme type de l'espèce. Malgré une certaine ressemblance superficielle, ce n'est pas un *Ficinia filiformis* auct. Ce n'est même pas un *Ficinia*, mais bien un *Isolepis*. S'il soulève un nouveau problème, abordé plus loin, l'examen de ce type n'apporte donc aucune solution en ce qui concerne *F. filiformis* auct.

Par contre, les matériaux sur lesquels STEUDEL fonde *Scirpus oliganthus* correspondent bien à la définition présente de *Ficinia filiformis* auct. STEUDEL (34) cite trois syntypes (*Ecklon 872, 873, 874*) dont seuls les deux derniers existent aujourd'hui, annotés par STEUDEL lui-même, dans les herbiers de Paris, Kew et Genève. Je choisis l'échantillon *Ecklon 874* comme lectotype de *Scirpus oliganthus* (holo-, P!, pl. 2).

C'est donc l'épithète *oligantha*, disponible, qui sera ici adoptée pour *F. filiformis* auct. (voir plus loin).

Des matériaux provenant des hautes montagnes est-africaines sont, depuis CLARKE (8), assimilés au *F. filiformis* auct. Pourtant, l'examen des collections conservées à Paris, Kew et Genève m'a convaincu de l'inexactitude de cette identification. Le vrai *F. filiformis* auct. du Cap — où il semble occuper une aire assez restreinte — est cespiteux, ses tiges fines dépassent rarement 30 cm. Les matériaux tropicaux sont généralement plus robustes, plus hauts, plus florifères, et, fait remarquable, ils montrent constamment (lorsque les échantillons sont complets) des *stolons* très nets, plus ou moins longs, souvent en arceaux successifs. Il existe au Cap un *Ficinia*, voisin de *F. filiformis* auct. mais pourvu de stolons. L'herbier de Paris possède un seul échantillon sud-africain de ce *Ficinia stolonifera* Böck., mais malgré la taille réduite de ce dernier, il me semble impossible de le différencier spécifiquement des échantillons tropicaux montagnards, et l'aire de *F. stolonifera* s'étend à mon avis du Cap jusqu'au Kilimanjaro, en passant par le Transvaal, la Rhodésie (Chimanimani Mts.) et le Malawi (Mlanje Mt.).

L'herbier de LAMARCK renferme deux autres *Ficinia:*

— L'un est le type de *Schœnus indicus* Lam. (*Ficinia indica* (Lam.) Pfeiff.), espèce sud-africaine bien connue. Il ne soulève aucun problème

1. Que je remercie très vivement M. le Directeur de l'Institut de Botanique Systématique d'Uppsala d'avoir bien voulu prêter.

particulier, si ce n'est qu'il porte bien la provenance erronée « des Indes », origine de l'épithète spécifique évidemment malencontreuse.

— L'autre, récolté par SONNERAT au Cap, est la plante décrite par LAMARCK (**15**, p. 136) sous « *Schœnus bulbosus* var. β », et constitue le type de *Schœnus secundus* Vahl (*Ficinia secunda* (Vahl) Kunth) (holo-, C; iso-, P!).

HERBIER DE JUSSIEU

Cet herbier contient six récoltes de *Ficinia*, dont aucune, semble-t-il, n'a servi à une description spécifique. En voici les déterminations :

1714 B	« Sonnerat, Cap b. spei, *Scirpus trigynus* L., *S. bulbosus* Rottb. »	*F. deusta* (Berg.) Levyns.
1715 A	« Descrez, Ile de France?[1], *Schœnus filiformis* Thunb. »	*F. nigrescens* (Schrad.) J. Rayn.
1716	« *Descrez*, Cap b. spei, *Schœnus striatus* Thunb. »	*F. indica* (Lam.) Pfeiff.
1769	« *Sonnerat*, C.b.sp., *Scirpus capillaris* L. »	*F. oligantha* var. *crinita* (Poir.) J. Raynal.
1774	« *Descrez*, C.b.sp. », sans détermination	*F. lateralis* (Vahl) Kunth.
1778	« *Descrez*, C.b.sp., *Schœnus*? »	*F. oligantha* (Steud.) J. Raynal.

AUTRES PROBLÈMES NOMENCLATURAUX RENCONTRÉS

Scirpus filiformis Burm. f.

Ce nom, ignoré par la suite, fut fondé en 1768 sur une plante décrite et illustrée dès 1705 par PLUKENET, aux bractées inflorescentielles remarquablement prolongées en mucron excurvé, rendant l'épi squarreux. Sans citer BURMANN, et peut-être par simple coïncidence, THUNBERG (**37**) attribua la même épithète à cette plante sous le nom de *Schœnus filiformis*, trois ans après la description de *Schœnus filiformis* Lam. Le nom de THUNBERG tomba également dans l'oubli, et la plante fut redécrite pour la troisième fois par VAHL (**38**) sous le nom de *Melancranis scariosa*. Malheureusement, malgré une description dépourvue d'ambiguïté, VAHL cite (p. 239) en synonymie *Schœnus scariosus* Thunb. Par suite d'une confusion regrettable, perpétuée et compliquée par les auteurs suivants, VAHL citait la ~~même~~ même plante de THUNBERG sous deux noms différents. En effet, p. 210, sous le nom adopté de *Schœnus scariosus*, il cite un « *Scirpus scariosus* Thunb. » parfaitement inexistant, qui n'est autre là encore que *Schœnus scariosus* Thunb., ainsi qu'en témoigne la phrase descriptive citée. Cette dernière espèce, aux glumes largement scarieuses aux bords, bien distincte de *Schœnus filiformis* Thunb. a été longtemps connue sous le nom de *Ficinia scariosa* (Thunb.) Nees, avant de recevoir le nom correct de *Ficinia deusta* (Berg.) Levyns.

Contrairement à ce qu'a cru KUNTH (**13**) c'est donc p. 210 que VAHL

1. Provenance évidemment erronée.

a raison. La plante décrite p. 239 ne peut conserver l'épithète *scariosa*. C'est sous le nom de *Ficinia bracteata* Böck. que cette espèce est connue, mais ce nom est superflu et illégitime, car il inclut les types de deux noms antérieurs valides, légitimes et disponibles dans *Ficinia*. L'épithète initiale de Burmann, *filiformis*, n'étant pas disponible dans ce genre, il faut, pour l'un des *Ficinia* les plus communs d'Afrique du Sud, créer une combinaison nouvelle, fondée sur le plus ancien nom disponible, soit *Melancranis nigrescens* Schrad.

Scirpus marginatus Thunb.

L'examen détaillé du type de Thunberg a confirmé des doutes conçus d'abord en étudiant la microfiche photographique correspondante; ce spécimen est un *Isolepis*, correspondant à des plantes rangées par Clarke (**8**) sous *Scirpus antarcticus* L., séparées ensuite par Levyns (**16**) sous le nom de *S. cartilagineus* (R. Br.) Poir., distinction critiquée par Blake (**1**) qui ne voit dans cet ensemble qu'une série continue de formes conspécifiques. Je me range à l'avis de Levyns : si, en effet, *S. cartilagineus*, présent non seulement en Afrique du Sud mais aussi en Australie et en Nouvelle-Zélande, est très polymorphe, il peut se distinguer de *S. antarcticus*, espèce strictement sud-africaine, beaucoup moins variable, non seulement par les caractères invoqués par Levyns (taille, nombre d'épillets, gaines foliaires) mais encore par les feuilles, à limbe plan-canaliculé dans la première, subcylindrique-comprimé dans la seconde.

Levyns s'est posé la question d'un possible découpage de *S. cartilagineus* en plusieurs taxons. J'ai moi-même tenté de débrouiller la question avec les matériaux assez abondants de l'herbier du Muséum; la variation principale s'observe dans l'akène, dont varient à la fois taille et ornementation : celle-ci peut être formée de cellules épidermiques subisodiamétriques, en quinconce régulier, légèrement bombées, donnant à la surface de l'akène un aspect assez lisse, finement et régulièrement ponctué. C'est un type d'ornementation très fréquent dans la famille (ex. de nombreux *Cyperus*). A l'autre extrémité de la variation on observe des cellules épidermiques très étroites, disposées en rangs parallèles plus ou moins horizontaux séparés par des crêtes transversales ondulées (type rencontré chez des *Pycreus*, des *Rhynchospora*, etc.). Dans le genre *Pycreus* ce caractère sépare des sections pour Kükenthal, et tout au moins de bonnes espèces. Dans *Fimbristylis hispidula* (Vahl) Kunth la même variation permet un intéressant découpage en sous-espèces (travail inédit). Ici, par contre, il ne semble pas possible pour l'instant de délimiter de façon sérieuse des taxons infraspécifiques qui, de toute façon, se rencontrent fréquemment en mélange dans les populations, comme l'attestent maints échantillons d'herbier.

La taille de l'akène, par contre, semble offrir un critère plus immédiatement utilisable, malgré, là encore, un fréquent mélange au sein des populations de l'espèce. Elle présente en effet (fig. 3) un net hiatus, correspondant certainement à l'action d'un facteur génétique, d'autant que cette coupure se retrouve, identique, en Australie, où la forme à petits

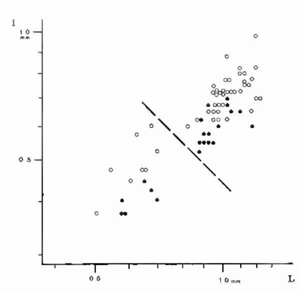


Fig. 3. — Taille des akènes d'**Isolepis marginata** (Thunb.) A. Dietr. Points blancs : Afrique du Sud; points noirs : Australie.

akènes paraît beaucoup plus localisée (tous les échantillons observés proviennent de la Swan River, sur la côte ouest).

La taille des glumes manifeste en Afrique du Sud une nette corrélation avec celle de l'akène; mais en Australie cette corrélation s'estompe. En définitive l'espèce offre une incontestable variabilité intraspécifique, mais il semble prématuré, en l'absence d'une part d'étude approfondie des populations, d'autre part d'une révision détaillée des types des nombreux noms attribués à ces formes, de décider de coupures infraspécifiques formelles.

Ficinia brevifolia Nees ex Kunth

Dans son article sur les *Ficinia*, LEVYNS (**17**) soulève un autre point de nomenclature, assez délicat à résoudre, et sur lequel j'ai une opinion différente :

En 1832, NEES VON ESENBECK (**20**) publie un ***Hypolepis composita*** décrit d'après des spécimens d'ECKLON, mais cite également comme synonymes trois binômes, *Schœnus aggregatus* Thunb., *Scirpus laciniatus* Thunb. et *S. acrostachys* Steud., tous valides et légitimes, et aujourd'hui reconnus comme correspondant à trois espèces bien distinctes. De ce fait *Hypolepis composita* Nees est très clairement illégitime et de plus confus. En 1835, NEES (**21**) forme la combinaison *Ficinia composita* (Nees) Nees, citant son basionyme *Hypolepis composita*, sans autre explication. L'année suivante (**22**) il donne, dans une liste des Cypéracées du Cap, *Ficinia composita*,

sans plus citer aucun synonyme, mais bien les échantillons utilisés pour sa description. En 1835, il avait créé une autre espèce, *Ficinia brevifolia* Nees, *nom. nud.*, qu'il ne reprend pas en 1836, bien que cette dernière liste paraisse exhaustive. Il semble en effet que NEES ait réalisé la conspécificité de ces deux espèces. Cependant, en 1837, KUNTH (13) publie les deux taxons assortis tous deux de descriptions, validant ainsi un *Ficinia brevifolia* Nees ex Kunth, nom couramment accepté pour l'espèce jusqu'à ce que LEVYNS (17), s'appuyant sur l'amendement de NEES redélimitant en 1836 son espèce, réclame le droit à la priorité de *Ficinia composita* Nees 1836.

De fait l'Art. 72, Note, du Code de Nomenclature, permet le réemploi d'une épithète illégitime dans une combinaison lorsque un taxon n'a pas, entre temps, reçu d'autre épithète disponible, ce qui est ici le cas : *brevifolia* n'est validé qu'un an plus tard.

Cependant, il tombe à mon avis sous le sens que, pour ce faire, le nouveau nom créé doit être légitime lui-même. Ce serait le cas de *Ficinia composita* Nees 1836, bien débarrassé de ses synonymies malencontreuses, si ce même nom n'était d'abord apparu en 1835 dans une combinaison valide qui, dépourvue de tout amendement, porte encore toute l'illégitimité du basionyme de 1832.

SYNONYMIE DES TAXONS ÉTUDIÉS

Ficinia gracilis Schrader

Anal. Fl. Cap. : 44 (1832); NEES, Linnæa **9** : 292 (1835); Linnæa **10** : 172 (1836); KUNTH, Enum. **2** : 256 (1837); BÖCK., Linnæa **37** : 68 (1871); CLARKE, Fl. Cap. **7** : 251 (1898), *excl. syn. nonnull. et specim. Thouars.* — Type : *Zeyher 32* (iso-, P!).
— *Melancranis gracilis* (SCHRAD.) O. KUNTZE, Rev. Gen. Pl. **2** : 756 (1891).
— *Isolepis lineata* NEES, Linnæa **10** : 160 (1836), *nom. illeg.*, *non* (MICHX.) ROEM. & SCH. 1817. — Syntypes : 2 spécimens *Ecklon s. n.*
— *Melancranis zeyheri* O. KUNTZE, *l.c.* : 756 (1891), *nom. illeg.* — Type : même que *Ficinia gracilis.*

Ficinia ecklonea (Steud.) Nees

Linnæa **8** : 91 (1834); Linnæa **9** : 292 (1835); Linnæa **10** : 178 (1836); BÖCK., Linnæa **37** : 74 (1871); CLARKE, Fl. Cap. **7** : 249 (1898).
— *Scirpus eckloneus* STEUD., Flora **12** : 148 (1829); LEVYNS, Journ. S. Afr. Bot. **10** : 29 (1944) (*'ecklonii'*); Fl. Cape Pen. : 107 (1950). — Type : *Ecklon 869* (K!).
— *Isolepis ecklonea* (STEUD.) NEES, Linnæa **7** : 506 (1832) (*'eckloniana'*), *excl. var.*; A. DIETR., Sp. Pl., ed. 6, **1** (2) : 116 (1833) (*'ecklonii'*), *non Isolepis eckloniana* SCHRAD. 1832.
— *Melancranis ecklonea* (STEUD.) O. KUNTZE, Rev. Gen. Pl. **2** : 756 (1891).
— *Scirpus gracilis* POIR., Enc. Méth., Bot. 6 : 763 (1805), *syn. nov.*, *non Ficinia gracilis* SCHRAD. — Type : *Du Petit-Thouars 17*, P!
— *Isolepis gracilis* (POIR.) NEES, Linnæa **10** : 161 (1836), *nom. illeg. non* SWEET 1827.
— *Melancranis gracilis* (POIR.) O. KUNTZE, Rev. Gen. Pl. **2** : 756 (1891).
— *Isolepis steudelii* SCHRAD., Anal. Fl. Cap. : 20 (1832), *nom. illeg.* — Type : même que *Scirpus eckloneus.*
— *Ficinia steudelii* (SCHRAD.) KUNTH, Enum. **2** : 255 (1837).
— *Ficinia? poiretii* KUNTH, Enum. **2** : 255 (1837). — Type : même que *Scirpus gracilis.*
— *Isolepis poiretii* (KUNTH) STEUD., Syn. Cyp. : 98 (1855), *nom illeg.*, *non* ROEM. & SCH. 1817.

Ficinia filiformis (Lam.) Schrader

Anal. Fl. Cap. : 46 (1832), *quoad comb. et syn. Lamarck.*
— *Schœnus filiformis* Lam., Ill. Gen. **1** : 135 (1791). — Type : *J. Martin 728*, P-LA!
— *Melancranis filiformis* (Lam.) O. Kuntze, Rev. Gen. Pl. **2** : 756 (1891).
— *Ficinia filiformis* var. *capillaris* Nees, Linnæa **10** : 173 (1836), *nom. illeg.* — Type : même que *Schœnus filiformis* Lam.
— *Ficinia capillaris* (Nees) Levyns, Journ. S. Afr. Bot. **13** : 69 (1947), *quoad comb. tantum.*
— *Ficinia tenuifolia* Kunth, Enum. **2** : 257 (1837, *syn. nov.*; Böck., Linnæa **37** : 67 (1871); Clarke, Fl. Cap. **7** : 247 (1898); Levyns, Fl. Cape Pen. : 112 (1950), *excl. syn. F. tribracteata.* Inclut le matériel-type de *Schœnus filiformis* Lam.
— *Melancranis tenuifolia* (Kunth) O. Kuntze, Rev. Gen. Pl. **2** : 756 (1891).
— *Isolepis ficinioides* Steud., Syn. Cyp. : 98 (1855), *nom. illeg.*, *non* A. Dietr. 1833. — Type : même que *F. tenuifolia.*
— *Scirpus elatus* Böck., Linnæa **36** : 694 (1870), *nom. illeg.*, *non* (R. Br.) Poir. 1817. — Type : du Cap.
— *Ficinia ludwigii* Böck., Flora **65** : 15 (1882). — Type : *Ludwig in herb. Martens, syn. fide C. B. Clarke.*
— *Isolepis filamentosa* auct. *non* Vahl : Nees, Linnæa **7** : 504 (1832); Linnæa **10** : 162 (1836).
— *Ficinia filamentosa* Nees, Linnæa **9** : 292 (1835), *nom. nud.*

Ficinia oligantha (Steud.) J. Raynal, *comb. nov.*

— *Scirpus oliganthus* Steud., Flora **12** : 146 (1829) ('*obliganthus*'); Nomencl. Bot., ed. 2 : 540 (1840). — Lectotype : *Ecklon 874* (holo-, P!; iso-, K! G!).
— *Isolepis oligantha* (Steud.) Nees, Linnæa 7 : 503 (1832) ('*oliganthes*', *nom. illeg.*, *non* C. A. Meyer 1831.
— *Ficinia filiformis* auct. *non* (Lam.) Schrad. : Schrad., Anal. Fl. Cap. : 46 (1832), *p.p., quoad syn. Steud. et specim. Sieber. et Ecklon.*; Clarke, Fl. Cap. **7** : 242 (1898), *excl. syn. nonnull.*; Levyns, Fl. Cape Pen. : 111 (1950), *excl. syn. F. pusilla*[1].
— *Ficinia marginata* auct. : Fourc., Trans. Roy. Soc. S. Afr. **21** : 76 (1932), *excl. syn.*

Ficinia oligantha var. **crinita** (Poir.) J. Raynal, *comb. et stat. nov.*

— *Cyperus crinitus* Poir., Enc. Méth., Bot. **6** : 752 (1805). — Type : *Du Petit-Thouars 12*, P!
— *Scirpus crinitus* (Poir.) Roem. & Schult., Syst. Veg. **2** : 125 (1817).
— *Bæothryon crinitum* (Poir.) A. Dietr., Sp. Pl., ed. 6, **1** (2) : 94 (1833).
— *Ficinia bergiana* auct. *non* Kunth : Clarke, Fl. Cap. **7** : 243 (1898).
— *Ficinia filiformis* var. *capillaris* auct. : Nees, Linnæa **10** : 173 (1836), *p. p., quoad specim. cit., incl.* ' ββ. *rubiginosa* ', *nom. invalid.*
— *Ficinia capillaris* auct. : Levyns, Journ. S. Afr. Bot. **13** : 69 (1947); Fl. Cape Pen. : 112 (1950), *excl. syn. Nees.*

1. *Ficinia pusilla* C.B.Cl. est décrit (8, p. 239) d'après deux échantillons, *Rehmann 1182* et *Zeyher 4380*. Je n'ai pas vu le premier, mais le second (P!), qui correspond parfaitement à la description de Clarke, n'a rien d'un *F. oligantha*. Comme le dit Clarke, il ressemble superficiellement à *F. indica*; bien que les inflorescences soient très jeunes, ce matériel semble bien représenter une bonne espèce, certainement rare. Je ne trouve aucun argument en faveur de la synonymie proposée — mais non commentée — par Levyns.

Ficinia stolonifera Böck.

Linnæa 37 : 60 (1871); CLARKE, Fl. Cap. 7 : 243 (1898); LEVYNS, Fl. Cape Pen. : 112 (1950). — Type : *Ecklon & Zeyher 141*.
— *Melancranis contorta* O. KTZE., Rev. Gen. Pl. 2 : 756 (1891), *nom. illeg.* → Inclut le type de *Ficinia stolonifera* BÖCK.
— *Ficinia contorta* (O. KTZE.) PFEIFF., Rev. Gatt. Ficinia : 19 (1921), *comb. illeg.*
— *Scirpus leucocoleus* K. SCHUM., *in* Engl., Pflanzenw. Ost-Afr. C : 125 (1895), *syn. nov.* — Type : *Volkens 1858* (iso-, G!).
— *Ficinia filiformis* αα. *contorta* NEES, Linnæa 10 : 173 (1836) [1].
— *Ficinia filiformis* auct. *non* (LAM.) SCHRAD. : C. B. CLARKE, *in* THISELTON-DYER, Fl. Trop. Afr. 8 : 460 (1902); KÜKENTHAL, Repert. Sp. Nov. Beih. 40 (1) : 398 (1937); D. NAPPER, Journ. E. Afr. Nat. Hist. Soc. 25 (1) : 1 (1965).

Ficinia brevifolia Nees ex Kunth

Enum. 2 : 260 (1837) — Type : même que *Melancranis radiata*.
— *Melancranis radiata* VAHL, Enum. 2 : 239 (1805) [2], *nec Ficinia radiata* (L. F.) KUNTH.
— *Hypolepis composita* NEES, Linnæa 7 : 525 (1832), *nom. illeg., p.p., excl. syn.*
— *Ficinia composita* (NEES) NEES, Linnæa 9 : 292 (1835), *comb. illeg.*; NEES, Linnæa 10 : 172 (1836); LEVYNS, Journ. S. Afr. Bot. 13 : 70 (1947); Fl. Cape Pen. : 113 (1950).
— *Ficinia brevifolia* NEES, Linnæa 9 : 292 (1835), *nom. nud.*

Ficinia nigrescens (Schrad.) J. Raynal, *comb. nov.*

— *Melancranis nigrescens* SCHRAD., Gött. gel. Anz. 1821 : 2072 (1821). — Type : *Hesse s. n.*
— *Hypolepis nigrescens* (SCHRAD.) NEES, Linnæa 7 : 522 (1832).
— *Scirpus filiformis* BURM. F., Prodr. Fl. Cap. : 3 (1768). — Type : PLUKENET, Almalth., *tab.* 416, *f.* 1.

1. Les taxons infraspécifiques de NEES, *l. c.*, n'ont pas tous un rang très clair : si son *F. filiformis* est bien découpé en deux *variétés*, α. (non nommée, correspondant apparemment, pour NEES, au matériel typique de SCHRADER) et β. *capillaris* (correspondant entre autres à *Schœnus filiformis* Lam., position taxonomiquement compréhensible mais nomenclaturalement inacceptable aujourd'hui selon l'actuel Code), ces variétés sont elles-mêmes divisées en taxons de rang inférieur, ainsi qu'il découle clairement de l'examen du texte de NEES, *l. c.* : 173 : la var. α. comprend un taxon αα. *contorta*, la var. β se divise en βα. (non nommée, représentant de toute évidence la forme typique de cette variété), ββ. *rubiginosa* et βγ. *albovaginata*. NEES qualifie ces « sous-taxons » de *variétés* (p. 173) mais aussi de *formes* (p. 174, « in forma ... »). Un peu plus loin cette hiérarchisation devient confuse, lorsque NEES expose « var. β, quæ fors distincta species, differt... vaginarum ligulis ferrugineis, nec albis ». Ceci concerne en effet clairement les taxons βα et ββ, mais non βγ...

En tout état de cause, nous sommes en présence d'une tentative ancienne et imparfaite de hiérarchisation infraspécifique; mais, semble-t-il, NEES n'a pas su l'exposer avec une rigueur suffisante, et n'a pas non plus disposé de termes suffisamment définis pour qualifier les divers degrés de cette hiérarchie. Il semble aujourd'hui préférable d'appliquer aux « variétés de 2e ordre » de NEES l'Art. 33, Note 2 du Code de Nomenclature : les noms de taxons dont le rang est désigné par un terme impropre sont considérés comme invalides. Ici, seule la var. β *capillaris* pourrait être considérée comme valide; mais, on l'a vu, ce nom est illégitime. C'est pourquoi aucun de ces noms infraspécifiques de NEES n'a été repris ici pour *F. oligantha* var. *crinita*.

2. Bien que KUNTH mentionne expressément un spécimen dans l'herbier de VAHL, celui-ci ne semble plus, d'après la série de microfiches photographiques, en contenir aujourd'hui.

— *Ficinia filiformis* (BURM. F.) BEETLE, Amer. Midl. Nat. **41** : 465 (1949), *comb. illeg., non* (LAM.) SCHRAD. 1832.
— *Schœnus filiformis* THUNB., Prodr. Pl. Cap. : 16 (1794), *nom. illeg., non* LAM. 1791. — Syntypes : *Thunberg 1339, 1340* (UPS, photo-, P!).
— *Hypolepis nigrescens* var. *filiformis* NEES, Linnæa **10** : 141 (1836). — Syntypes : 2 spécimens *Ecklon s. n.*
— *Melancranis rigidula* NEES, *l.c.* : 141 (1836). — Syntypes : 2 spécimens *Ecklon s.n.*
— *Ficinia bracteata* f. *rigidula* (NEES) PFEIFF., Rev. Gatt. Ficinia : 42 (1921).
— *Ficinia bracteata* BÖCK., Linnæa **37** : 83 (1871), *nom. superfl. illeg.;* C. B. CLARKE, Fl. Cap. **7** : 254 (1898); PFEIFF., *l. c.* : 41 (1921); LEVYNS, Fl. Cape Pen. : 113 (1950). — Inclut les types de *Melancranis nigrescens* Schrad. et *M. rigidula* Nees.
— *F. bracteata* f. *nigrato-fuscata* PFEIFF., *l. c.* : 42 (1921). — Syntypes : 10 spécimens *Ecklon, Zeyher, Drège,* etc.
— *Melancranis scariosa* auct. *non* (THUNB.) VAHL : VAHL, Enum. Pl. **2** : 239 (1805), *quoad descr. tant., excl. syn. Schœnus scariosus Thunb.;* SCHRAD., Anal. Fl. Cap. : 49 (1832); KUNTH, Enum. **2** : 264 (1837).
— *Hypolepis scariosa* auct. *non* (THUNB.) NEES : NEES, Linnæa **7** : 521 (1832), *quoad descr. tant., excl. syn. Vahl.*

Isolepis marginata (Thunb.) A. Dietrich

Sp. Pl., ed. 6, **1** (2) : 110 (1833).
— *Scirpus marginatus* THUNB., Prodr. Fl. Cap. : 17 (1794). — Type : *Thunberg 1617*, UPS!
— *Ficinia marginata* (THUNB.) FOURC., Trans. Roy. Soc. S. Afr. **21** : 76 (1932), *quoad comb. tantum, excl. syn. Ficinia filiformis* (LAM.) SCHRAD[1].
— *Isolepis cartilaginea* R. BR., Prodr. Fl. Nouv. Holl. : 222 (1810), *syn. nov.* — Type : *R. Brown* 5979 (holo-, BM!; iso-, K!).
— *Scirpus cartilagineus* (R. BR.) POIR., Enc. Méth., Bot., Suppl. **5** : 103 (1817); LEVYNS, Journ. S. Afr. Bot. **10** : 28 (1944); Fl. Cape Pen. : 104 (1950).
— *Cyperus minutus* ROTH, Nov. Pl. : 32 (1821), *syn. fide Clarke.*
— *C. rothianus* ROEM. & SCHULT., Syst. Veg., Mant. **2** : 95 (1824), *nom. illeg.*
— *Scirpus bergianus* SPRENG., Syst. **1** : 212 (1825). — Type : *Bergius s.n.*
— *Isolepis bergiana* (SPRENG.) SCHULTES, Syst. Veg., Mant. **2**, Add. : 532 (1827).
— *Isolepis plebeia* SCHRAD., Anal. Fl. Cap. : 18 (1832). — Syntypes : *Thunberg, Hesse, Sieber 98* (K!), *Ecklon 880* (iso-, K! P!).
— *I. plebeia* var. *maior* SCHRAD., *l.c.* : 18 (1832). — Type : *Ecklon 879 a* (iso-, P!).
— *Isolepis chrysocarpa* NEES, Linnæa **7** : 499 (1832). — Syntypes : *Ecklon 878, 87.p.p.*
— *Isolepis phæocarpa* NEES, Linnæa **10** : 153 (1836); KUNTH, Enum. **2** : 195 (1837) (*'sphærocarpa'*). — Syntypes : 2 spécimens *Ecklon s.n.*
— *I. notata* NEES, *in* LEHMANN, Pl. Preiss. **2** : 74 (1846). — Syntypes : *Preiss 1751, 1752*, Australie.
— *I. cartilaginea* var. *parva* NEES, *in* LEHMANN, *l.c.* : 73. — Syntypes : *Preiss 1738* (iso-, P!), *1741* (iso-, P!), *1742* (iso-, P!), *1744*, Australie.
— *I. cartilaginea* var. *pauciflora* NEES, *in* LEHMANN, *l.c.* : 74 (1846). — Type : *Preiss 1740*, Australie.
— *I. cartilaginea* var. *elatior* NEES, *in* LEHMANN, *l.c.* : 74 (1846). — Type : *Preiss 1743*, Australie.

1. FOURCADE, *l.c.*, semble avoir créé des combinaisons de façon très automatique et non critique, sans même s'inquiéter de l'origine parfois antérieure d'une épithète. Ainsi a-t-il cru *Scirpus marginatus* Thunb. 1794 prioritaire sur *Ficinia filiformis* Schrad. 1832, sans réaliser que l'épithète de ce dernier nom remonte à LAMARCK (1791). De ce fait sa combinaison est *intrinsèquement illégitime*, ce qui empêcherait tout réemploi dans *Ficinia*.

Une erreur semblable se relève dans la même page à propos de *Ficinia dispar* (Spreng.) Fourc., basé sur *Schœnus dispar* Spreng. 1822 alors que le synonyme indiqué *F. secunda* Kunth 1837 a pour basionyme *Schœnus secundus* Vahl 1806...

— *I. cartilaginea* var. *elatior* (f.) *minor* NEES, *in* LEHMANN, *l.c.* : 74 (1846). — Type : *Preiss 1750*, Australie.
— *Cyperus modestulus* STEUD., Syn. Cyp. : 16 (1855). — Type : *D'Urville s.n.*, Australie, P!
— *Isolepis semipedunculata* BÖCK., Flora 41 : 417 (1858). — Type : « *J. D. Hooker* » *s.n.*, Tasmanie.
— *Scirpus setaceus* auct. *non* L. : THUNB., Prodr. Fl. Cap. : 17 (1794).
— *S. antarcticus* auct. *non* L. : CLARKE, Fl. Cap. 7 : 223 (1898), *p.p.*; BLAKE, Contr. Queensl. Herb. 8 : 16 (1969).

BIBLIOGRAPHIE

1. BLAKE, S. T. — Studies in *Cyperaceæ*, Contr. Queensl. Herb. **8**, 48 p. (1969).
2. BÖCKELER, O. — Neue Cyperaceen, Flora (Regensburg) **41** : 409-420 (1858).
3. BÖCKELER, O. — Die Cyperaceen des Königlichen Herbariums zu Berlin, Linnæa **36** : 691-768 (1870).
4. BÖCKELER, O. — Die Cyperaceen des Königlichen Herbariums zu Berlin, Linnæa **37** : 1-142 (1871).
5. BÖCKELER, O. — Neue Cyperaceen, Flora (Regensburg) **65** : 11-16 (1882).
6. BROWN, R. — Prodromus Floræ Novæ-Hollandiæ et Insulæ Van-Diemen, 592 p., Londres (1810).
7. CLARKE, C. B. — *Cyperaceæ*, *in* DURAND, Th. & SCHINZ, H., Conspectus Floræ Africæ **5** : 526-692 (1894).
8. CLARKE, C. B. — *Cyperaceæ*, *in* THISELTON-DYER, W. T., Flora Capensis **7** : 149-310 (1897-98).
9. CLARKE, C. B. — *Cyperaceæ*, *in* THISELTON-DYER, W. T., Flora of Tropical Africa **8** : 266-524 (1901-2).
10. DIETRICH, A. — Species Plantarum, ed. 6, **1**(2), Berlin (1833).
11. FOURCADE, H. G. — Contributions to the Flora of the Knysna and neighbouring divisions, Trans. Roy. Soc. S. Afric. **21** : 75-102 (1932).
12. KÜKENTHAL, G. — *Cyperaceæ*, *in* PETER, A., Flora von Deutsch.-Östafrika, Repert. Sp. Nov. Beih. **40** (1) : 381-540 (1936-37), et Anhang : 123-142 (1936-38).
13. KUNTH, C. S. — Enumeratio Plantarum **2**, 592 p. (1837).
14. KUNTZE, O. — Revisio Generum Plantarum **2**, 634 p. (1891).
15. LAMARCK, J. B. de. — Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature, Botanique **1**, 496 p., Paris (1791-92).
16. LEVYNS, M. R. — Notes on *Scirpus* and descriptions of three new species, Journ. S. Afr. Bot. **10** : 25-32 (1944).
17. LEVYNS, M. R. — Notes on *Ficinia* and descriptions of four new species, Journ. S. Afr. Bot. **13** : 65-71 (1947).
18. LEVYNS, M. R. — *Cyperaceæ*, *in* ADAMSON, R. S. & SALTER, T. M., Flora of the Cape Peninsula : 97-132 (1950).
19. NAPPER, D. M. — *Cyperaceæ* of East Africa-III, Journ. E. Afr. Nat. Hist. Soc. **25** (1) : 1-27 (1965).
20. NEES VON ESENBECK, C. G. — Cyperaceæ Capenses Eckloniànæ, Linnæa **7** : 491-537 (1832).
21. NEES VON ESENBECK, C. G. — Uebersicht der Cyperaceengattungen, Linnæa **9** : 273-306 (1835).
22. NEES VON ESENBECK, C. G. — Cyperaceæ Capenses secundum novissimas Ecklonii collectiones, Linnæa **10** : 129-207 (1836).
23. NEES VON ESENBECK, C. G. — *Cyperaceæ*, *in* LEHMANN, C., Plantæ Preissianæ **2** : 72-94 (1846).
24. PFEIFFER, H. — Revision der Gattung *Ficinia*, Schrad., 63 p., Brême (1921).
25. POIRET, J. L. M. — Encyclopédie Méthodique, Botanique **6**, 786 p., Paris (1804)
26. POIRET, J. L. M. — Encyclopédie Méthodique, Botanique, Supplément **5**, 526 p., Paris (1817).

27. RAYNAL, J. — Notes cypérologiques : 19. Contribution à la classification de la sous-famille des *Cyperoideæ*, Adansonia, ser. 2, **13** (2) : 145-171 (1973).
28. ROEMER, J. J. & SCHULTES, J. A. — Systema Vegetabilium **2**, 964 p. (1817).
29. ROEMER, J. J. & SCHULTES, J. A. — Systema Vegetabilium, Mantissa **2**, 388 p. (1824).
30. ROTH, A. G. — Novæ plantarum species præsertim Indiæ orientalis ex collectioni doct. Benj. Heynii, 410 p., Halberstad (1821).
31. SCHRADER, H. A. — Analecta ad Floram Capensem, *Cyperaceæ*, 56 p., Göttingen (1832).
32. SCHULTES, J. A. — Mantissa in volumen secundam Systematis Vegetabilium, Additamentum **1** : 523-715 (1827).
33. SPRENGEL, C. — Systema Vegetabilium, ed. 16, **1**, 992 p., Göttingen (1825).
34. STEUDEL, E. G. — Einige Bemerkungen über Kap'sche Restiaceen, Cyperaceen und Gramineen, Flora (Regensburg) **12** : 145-154 (1829).
35. STEUDEL, E. G. — Nomenclator Botanicus, ed. 2, 810 p., Tübingen (1840).
36. STEUDEL, E. G. — Synopsis plantarum Cyperacearum et affinum, 348 p., Stuttgart (1855).
37. THUNBERG, C. P. — Prodromus Plantarum Capensium, 192 p., Uppsala (1794-1800).
38. VAHL, M. — Enumeratio Plantarum **2**, 423 p., Copenhague (1805).
39. ZEYHER, C. — Plantæ capenses a Zeyhero acceptæ, Flora (Regensburg) **12**, Beil. : 2-13 (1829).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS.

ADANSONIA, ser. 2, : 215-218, 14 (2), 1974.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES *ORCHIDACEÆ* DE MADAGASCAR. XIX.

UNE NOUVELLE ESPÈCE DU GENRE *EULOPHIELLA* ROLFE

par J. BOSSER

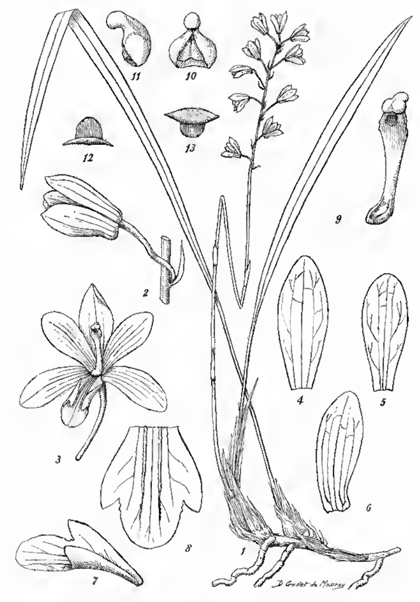
Au cours de ses prospections dans le massif du Marojejy, au nord-est de Madagascar, H. HUMBERT a rassemblé un matériel botanique abondant où la famille des *Orchidaceæ* est bien représentée. Les plantes de cette famille ont été étudiées, pour partie, par H. PERRIER DE LA BÂTHIE, qui décrivit de nombreuses espèces de cette région (3) (4). Parmi les récoltes restées indéterminées, nous avons découvert une espèce que nous attribuons au genre *Eulophiella* Rolfe; ce qui, après la description en 1972 de *E. capuroniana* Bosser & Morat, porte à 4 le nombre des espèces de cet intéressant genre endémique de Madagascar.

Eulophiella ericophila J. Bosser, *sp. nov.*

Herba terrestris, rhizomatosa, pseudobulbis uni- vel bifoliatis, 1,5-4 cm distantibus, conicis, 1,5-2,5 cm altis. Folia ligulata, linearia, acuta, 20-35 cm longa, 0,4-1,2 cm lata, lamina plana, nervis præcipuis 3, basi in pseudopetiolo 4-8 cm super commisuram articulato, gradatim longe angustata.

Inflorescentia erecta, 20-35 cm alta, a basi pseudobulborum orta; pedunculo 15-25 cm longo, glabro; racemo simplici, terminali, laxo, 4-10 cm longo; bracteis floralibus lineari-acutis, 4-8 mm longis, 3-5-nerviis. Flores 5-10, perianthio carnoso; sepalum medianum obovale, 11-12 mm longum, 5-5,5 mm latum, erectum, parum concavum, apice rotundatum, trinervium; sepala lateralia obovalia, 10,5-12 mm longa, 5-5,5 mm lata, lateribus paulo inconvenientibus, apice rotundata, basi paulo concava, 3-5-nervia; petala obovata, 9-9,5 mm longa, 5 mm lata, plana, apice rotundata, oblique erecta, 3-nervia; labellum calcare destitutum, 7-8 mm longum, 6-7 mm latum, patens, trilobatum, lobis lateralibus angustis, obtusis, erectis, lobo terminali majore, plano, rotundato, marginibus paulo undulatis; palatium carinis medianis 2 usque basin lobis terminalis longis, et paulo ad apicem cristis 2 humilioribus productis tuberculatis, munitum; columna carnosa, 5-6 mm alta, pede bene evoluto munita, summo cujus labellum inseritur; anthera 1,2-1,5 mm in diametro, porro truncata et ample emarginata, retro appendice carnoso cristiformi munita; pollinia ovoidea, 0,5 mm longa; viscidium parvum, deltoideum, 0,6-0,7 mm latum, truncatum, ante incrassatum et luniforme.

TYPE : *H. Humbert & R. Capuron 24368*, vallée inférieure de l'Androranga, affluent de la Bemarivo (Nord-Est), aux environs d'Antongondriha, massif du Betsomanga; alt. 1 300-1 500 m, végétation éricoïde du sommet; Madagascar (holo-, P!).



Pl. 1. — **Eulophiella ericophila** J. Bosser : **1,** port de la plante × 2/3; **2,** fragment du rachis et fleur × 2; **3,** fleur (sépales et pétales écartés) × 2; **4,** sépale médian × 3; **5,** pétale × 3; **6,** sépale latéral × 3; **7,** labelle (profil) × 4; **8,** labelle (étalé) × 4; **9,** colonne et anthère × 6; **10, 11,** anthère (vue du dessous et profil) × 8; **12, 13,** rétinacle (vue du dessus et du dessous) × 20.

Herbe terrestre, glabre, à rhizome ligneux de 2,5-3,5 mm de diamétre, couvert de gaines membraneuses se désagrégeant en fibres; racines charnues, glabres, de 2-3 mm de diamètre; pseudo-bulbes coniques, verts, lisses, de 1,5-2,5 cm de haut, uni ou bifoliés, enveloppés, jeunes, de gaines membraneuses, plurinerves, linéaires aiguës, la supérieure, plus longue, atteignant 7-8 cm; ces gaines se désagrégeant en fibres. Feuilles linéaires ou ligulées, aiguës au sommet, longuement rétrécies sur la base en pseudo-pétiole étroit, feuille de 20-35 cm de long (avec le pseudopétiole qui atteint 5-10 cm de long) sur 0,4-1,2 cm de large; limbe plan, à trois nervures principales saillantes dessous, nervures secondaires plus fines, nombreuses et denses, saillantes sur les deux faces, marges finement papilleuses près du sommet; pseudopétiole articulé suivant une ligne brisée à 4-8 cm au-dessus du pseudobulbe.

Inflorescence dressée, de 20-35 cm de haut, naissant á la base du pseudobulbe et se développant en même temps que les feuilles; pédoncule glabre, de 15-25 cm de long, portant 3-4 gaines basales imbriquées, plurinerves, membraneuses, tubuleuses, brun clair, arrondies au sommet, la supérieure, plus longue, atteignant 2 cm, et 3-4 gaines caulinaires, espacées, tubuleuses à la base, arrondies ou plus ou moins aiguës au sommet, plurinerves, de 10-12 mm de long.

Inflorescence en grappe simple, terminale, assez lâche, de 4-10 cm de long, à 5-10 fleurs obliquement dressées; axe de l'inflorescence grêle et glabre; bractée florale, linéaire aiguë, glabre, 4-8 mm de long, plus courte que l'ovaire, 3-5 nervée. Fleur à périanthe charnu, rose pâle, « le labelle portant deux taches oranges l'une devant l'autre » (H. Humbert); sépale médian étroitement obovale, à sommet obtus, 11-12 mm de long, 5-5,5 mm de large, un peu concave, dos arrondi, non caréné, trinerve, les nervures latérales ramifiées vers les marges, nervures anastomosées dans la partie apicale; sépales latéraux obliquement dressés, obovales, un peu dissymétriques, obtus au sommet, 10,5-12 mm de long sur 5-5,5 mm de large, 3-(5)-nervés, nervures latérales faibles, nervation anastomosée dans la partie apicale, concaves à la base, non carénés, nervure médiane un peu épaissie rostrée, au sommet, sur le dos; pétales obovales, obliquement dressés, un peu dissymétriques, arrondis au sommet et un peu rétrécis du milieu à la base, 9-9,5 mm de long, 5 mm de large, plans, 3-nervés, les nervures médianes ramifiées vers les marges, nervation anastomosée; labelle oblong, 7-8 mm de long, 6-7 mm de large (étalé), sans éperon, trilobé, lobes latéraux étroits, obtus, dressés, lobe terminal plus grand, arrondi, à marges faiblement ondulées, face supérieure portant 2 carènes arrondies, faiblement en relief, de la base au lobe terminal se prolongeant sur la base de ce lobe par 2 crêtes moins élevées, tuberculées; colonne dressée, hémicylindrique, faiblement arquée, 5-6 mm de haut, munie à sa base d'un pied bien développé à l'extrémité duquel est articulé le labelle, les sépales latéraux s'insérant latéralement sous le pied et formant ainsi un mentum arrondi, peu prononcé, sous la fleur; anthère de 1,2-1,5 mm de diamètre, tronquée et faiblement échancrée à l'avant, munie à l'arrière, sur le connectif, d'un appendice charnu en forme de crête arrondie un peu comprimée

latéralement et un peu arquée; pollinies ovoïdes, de 0,5 mm de long, rétinacle deltoïde, tronqué et élargi en croissant à l'avant et de 0,6-0,7 mm de large.

Cette nouvelle espèce d'*Eulophiella* est bien distincte des trois autres connues jusqu'à présent. C'est une plante beaucoup plus grêle, à feuilles et fleurs plus petites, le labelle n'ayant pour ornementation que 2 carènes médianes peu élevées. Elle est vraisemblablement terrestre, vivant dans la végétation éricoïde des sommets du massif du Betsomanga. Les autres *Eulophiella* sont des espèces épiphytes, beaucoup plus grandes et plus robustes. Cependant *E. capuroniana*, pour ce qui est de la taille des fleurs, du nombre de feuilles par pseudo-bulbe, fait transition entre *E. ericophila* et *E. roempleriana* et *E. elisanethæ*.

La morphologie générale de la fleur est la même chez les 4 espèces; les traits communs principaux étant : l'absence d'éperon au labelle, la présence d'un pied bien développé à la base de la colonne, à l'extrémité duquel le labelle est articulé, les caractères de l'anthère, munie à l'arrière d'un appendice charnu, et du pollinaire, à rétinacle élargi et épaissi en croissant antérieurement.

BIBLIOGRAPHIE

1. Bosser, J. & Morat, P. — Contribution à l'étude des *Orchidaceæ* de Madagascar, IX. Les genres *Grammangis* Rchb. f. et *Eulophiella* Rolfe, Adansonia, ser. 2, **9** (2) : 299-309 (1969).
2. — Contribution à l'étude des Orchidaceæ de Madagascar, XVIII. Description d'un *Eulophiella* nouveau. Adansonia, ser. 2, **12** (1) : 73-76 (1972).
3. Perrier de la Bâthie, H. — Orchidées, *in* H. Humbert, Flore de Madagascar, 49e famille, 2 vol. (1941).
4. — Orchidées de Madagascar et des Comores. Nouvelles observations, Not. Syst. **14** (2) : 138-165 (1951).
5. — Les Orchidées du massif du Marojejy et de ses avants-monts, Mém. Inst. Scient. Madagscar, ser. B, **6** : 253-268 (1955).
6. Rolfe, R. A. — *Eulophiella elisabethæ*, Lindenia **7**, tabl. 125 : 77-78 (1891).

O.R.S.T.O.M.
et Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - Paris.

ADANSONIA, ser. 2, 14 (2) : 219-226, 1974.

UN NOUVEAU ET CURIEUX *CLERODENDRUM* DU CAMEROUN ET DU GABON (VERBÉNACÉE)

par René LETOUZEY

RÉSUMÉ : Description de *Clerodendrum* (subg. *Cyclonema*) *anomalum* R. Let. *sp. nov.*, à inflorescence en pseudoracème axillaire de fascicules opposés, à étamines courtes, à fruit globuleux, à pyrène garni de crêtes accentuées, du Cameroun et du Gabon. Discussion de la position critique de cette espèce.

SUMMARY : Description of *Clerodendrum* (subg. *Cyclonema*) *anomalum* R. Let. *sp. nov.*, with axillary pseudoraceme of opposite fascicles, short stamens, globose fruit, strongly crested pyrene, from Cameroun and Gabon. Discussion of the critical position of this species.

***

Au cours d'une mission de prospection floristique et phytogéographique en janvier 1972 dans la région de Ngambé, à 100 km à l'est de Douala, au Cameroun, notre attention a été attirée par une liane sarmenteuse, pourvue de fleurs et de jeunes fruits, appartenant incontestablement à la famille des Verbénacées mais, au premier abord, qu'il nous fût impossible de facilement rattacher aux genres signalés en Afrique centrale.

Peu de temps après, en mars de la même année, notre ami A. LEEUWENBERG récoltait aussi, non loin de là, au sud de Nkongsamba, la même liane, avec fleurs et fruits, sous forme de matériel sec et de matériel frais fixé et mis en alcool.

Revenu à Paris, nous retrouvions, dans les Verbénacées indéterminées de l'Herbier du Muséum, 3 échantillons fleuris, appartenant toujours sans équivoque à la même espèce, récoltés par G. LE TESTU en 1926, 1929 et 1930 dans la région de Lastoursville au Gabon.

L'étude attentive et détaillée de tout ce matériel nous faisait penser qu'il s'agissait peut-être d'un genre nouveau pouvant être caractérisé de la manière suivante, par rapport aux genres de Verbénacées antérieurement décrits :

« Liane sarmenteuse. Feuilles simples opposées entières. Inflorescences axillaires en pseudoracèmes de fascicules opposés, exceptionnellement ramifiés vers la base. Bractées ± caduques, bractéoles rudimentaires.



Pl. 1. — **Clerodendrum anomalum** R. Let. : **1**, rameau fleuri × 4/9 (*Letouzey 11085*); **2**, à limbe largement ovale × 4/9 (*Leeuwenberg 9540*); **3**, à inflorescence ramifiée × 4/9 (*Le Testu 8162*).

« Fleurs hermaphrodites zygomorphes. Calice largement campanuliforme à 5 lobes arrondis, dressés dans le bouton floral puis retournés vers l'extérieur, à peine accrescent. Corolle à tube nettement zygomorphe, court, courbé et fortement renflé inférieurement; 5 lobes à préfloraison imbriquée, l'inférieur interne fortement concave dans le bouton puis plus étalé, les latéraux et supérieurs faiblement concaves. Androcée formé de 4 étamines alternes avec les lobes de la corolle, un peu dissemblables, à filets inclus dans le tube, à anthères seules exsertes, dorsifixes, à loges parallèles. Pas de staminode postérieur. Pas de disque. Gynécée formé d'un ovaire surmonté d'un style courbé, faiblement exsert, terminé par 2 branches étroitement spatulées semblables, l'inférieure un peu plus longue; ovaire à 1 loge avec 4 ovules, mais en apparence à 2 loges avec 2 ovules par loge car formé de 2 carpelles à bord retournés mais non soudés dans le plan de symétrie florale; placentation pariétale avec ovule fixé près de la marge et près du sommet de chaque carpelle, faiblement hémitrope et longuement pendant.

« Fruit drupacé globuleux, sans sillons apparents, à épicarpe mince, à mésocarpe relativement épais, contenant 4 pyrènes obovoïdes osseux, indépendants (parfois 3-2-1 par avortement). Pyrène incomplet, ornementé extérieurement de crêtes longitudinales, à paroi osseuse simple du côté externe du fruit, à paroi crustacée repliée intérieurement du côté interne du fruit et se prolongeant par une lame transversale interne délimitant ainsi une cavité antérieure ouverte et une cavité postérieure fermée contenant une graine. Graine portée sur le dos de cette lame transversale, fixée latéralement du côté interne du fruit et paraissant provenir d'un ovule fortement hémitrope; tégument membraneux développé en aile périphérique; embryon presque droit, à cotylédons semblables faiblement plan-convexes avec radicule infère; pas d'albumen ».

L'énoncé des caractères ci-dessus permet le classement assez facile de l'espèce en cause dans la sous-famille des Viticoïdées, à l'intérieur de la tribu des Clérodendrées [1] et au voisinage du genre *Clerodendrum* Linn., sans que son appartenance à ce genre soit de prime abord évidente (cf. J. Briquet, 1897; B. Thomas, 1936; A. Lemée, 1941; H. Moldenke, 1971; H. Melchior, 1964).

Position et consistance de l'inflorescence ne paraissent pas suffisantes à elles seules pour exclure cette espèce du genre *Clerodendrum*. Celui-ci comporte des espèces le plus souvent à inflorescences terminales ou subterminales, mais aussi des espèces cauliflores; les inflorescences élémentaires en fascicules représentent des cymes sessiles et si toutes les espèces de *Clerodendrum* ont des cymes ± pédonculées, il n'y a là qu'un cas extrême semble-t-il.

La fleur se rattache assez facilement au genre *Clerodendrum* et plus particulièrement au sous-genre *Cyclonema* (Hochst.) Gürke par le calice et la corolle dont le lobe inférieur est cependant assez étalé pour la fleur ouverte; l'androcée présente, par contre, des étamines anormalement

1. Ou hiérarchie taxonomique similaire (cf. H. Moldenke, 1971, p. 744).

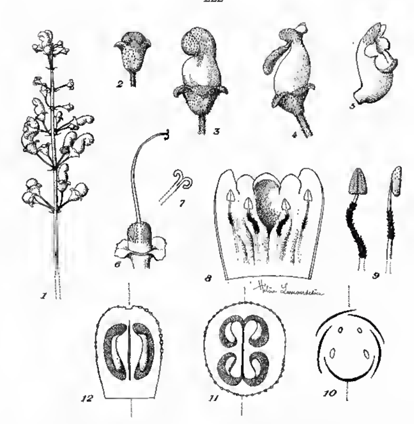


Fig. 2. — **Clerodendrum** (subg. **Cyclonema** (**anomalum** R. Let. : (d'après échantillons divers : *Leeuwenberg, Letouzey, Le Testu*). **1**, fragment d'inflorescence × 3/2; **2**, jeune bouton floral × 4; **3**, bouton floral × 4; **4**, fleur avec anthères cachées × 3; **5**, corolle × 3; **6**, pistil × 4; **7**, extrémité du style × 8; **8**, jeune corolle ouverte × 4; **9**, étamines × 8; **10**, diagramme de la corolle × 12; **11**, coupe transversale de l'ovaire × 16; **12**, coupe longitudinale de l'ovaire × 12.

courtes, non longuement exsertes comme semble-t-il pour un grand nombre d'espèces de ce sous-genre.

Si l'ovaire reste un ovaire de *Clerodendrum*, c'est par contre pour le fruit que s'observent quelques particularités dont la valeur générique reste à discuter. Il n'y a pas lieu d'attacher trop d'importance vraisemblablement à la forme globuleuse du fruit car là aussi il s'agit d'un cas extrême où les sillons habituels des fruits de *Clerodendrum* ont disparu et où le mésocarpe est devenu relativement plus important que d'ordinaire, tout en permettant une séparation encore aisée des 4 pyrènes [1]. Ces pyrènes

1. Soulignons ici une erreur, sans doute typographique (cf. J. Baker & O. Stapf, Flora of Tropical Africa **5** : 273, 1900), qui apparaît dans « Flora of West Tropical Africa », ed. 2, **2** : 432, 1963; c'est le genre *Premna* qui présente 1 pyrène à 4 loges et le genre *Clerodendrum* 4 pyrènes à 1 loge, et non l'inverse.

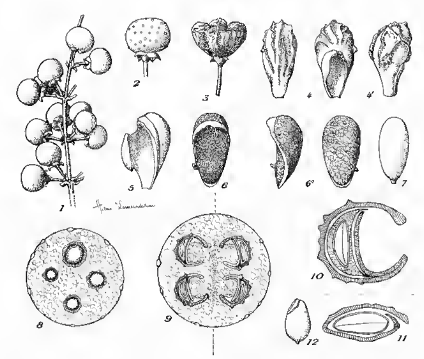


Fig. 3.— **Clerodendrum** (subg. **Cyclonema**) **anomalum** R. Let. (*Leeuwenberg* 9540) : **1**, fragment d'infrutescence × 1; **2**, fruit frais × 2; **3**, fruit sec × 2; **4** et **4'**, pyrène de dos et de face puis de profil × 4; **5**, graine portée sur la lame transversale du pyrène × 4; **6** et **6'**, graine de face puis de profil et de dos × 6; **7**, embryon × 6; **8**, coupe transversale du fruit vers le haut × 4; **9**, coupe transversale du fruit vers le milieu × 4; **10**, coupe transversale du pyrène et de la graine × 8. — **Clerodendrum** (subg. **Euclerodendrum**) **infortunatum** Linn. ; **11**, coupe transversale du pyrène et de la graine × 4; **12**, graine × 3.

sont ici fortement crêtés, alors que les pyrènes de *Clerodendrum* paraissent lisses, ornés d'un réseau peu proéminent ou de crêtes peu accentuées; le caractère observé est donc encore un caractère extrême pour le genre *Clerodendrum*.

Plus intéressante paraît être l'étude comparative de nombreux fruits et pyrènes d'échantillons appartenant au sous-genre *Euclerodendrum* Schauer (*emend.* Thomas), dont la corolle est à tube actinomorphe et à lobe supérieur impair interne dans le bouton, et de quelques rares fruits et pyrènes disponibles sur des échantillons de l'Herbier de Paris appartenant au sous-genre *Cyclonema* — en particulier pour l'espèce-type *Clerodendrum myricoides* (Hochst.) Vatke. Une particularité, non signalée jusqu'à ce jour semble-t-il pour les deux sous-genres, réside dans les faits suivants :

— d'une part la section transversale de l'endocarpe est du type « spiralé » pour *Euclerodendrum* (cf. fig. 3, 11) et de type « condupliqué » pour *Cyclonema* (cf. fig. 3, 10),

— d'autre part la graine est aptère, à fixation subapicale, à tégument lisse pour *Euclerodendrum* et ailée [1], à fixation latérale, à tégument résillé pour *Cyclonema*.

Ces seuls caractères endocarpiques et séminaux justifieraient à notre point de vue la remise en cause de la valeur comme simple sous-genre du taxon *Cyclonema*; un tel travail ne peut évidemment être repris qu'à l'échelon d'une monographie du genre *Clerodendrum*.

Quoiqu'il en soit c'est au sous-genre *Cyclonema* que se rattache l'espèce étudiée ici, les caractères du pyrène s'ajoutant aux caractères du calice et de la corolle, sans qu'aucun autre ne vienne vraiment faire obstacle à une telle conception.

La présence de poils tecteurs sous le limbe foliaire et sur les filets staminaux, de poils sécréteurs sous forme de glandes discoïdes sur le calice et les lobes de la corolle, sous forme de glandes convexes sur l'ovaire, sous forme de glandes circulaires enfoncées dans l'épicarpe du fruit, n'est pas ici prise en considération car, comme l'a montré G. Robert (1912), il s'agit sans doute beaucoup plus chez les Verbénacées de caractères spécifiques que de caractères génériques.

A l'intérieur du sous-genre *Cyclonema* il devient par contre impossible de placer l'espèce en cause dans l'une des 4 sections (*Pleurocymosæ*, *Oligocymosæ*, *Chaunocymosæ*, *Stacheocymosæ* définies par B. Thomas (1936, pp. 29-31) et reprises par H. Moldenke (1971, p. 761).

Il est évidemment très difficile de s'assurer que la nouvelle espèce en cause n'a pas déjà été décrite parmi l'une des 413 espèces du genre *Clerodendrum* recensées et reconnues valides par H. Moldenke (1971, pp. 861-875), au milieu d'une synonymie assez volumineuse et de nombreuses variétés, toutes difficultés heureusement clarifiées par le travail même de cet auteur.

Partant des hypothèses, très vraisemblables, d'une part qu'il ne s'agit pas d'une espèce introduite au Cameroun ou au Gabon, d'autre part que sa répartition géographique peut se cantonner aux territoires voisins (Nigeria, Afrique centrale, Zaïre), nous avons été amené à revoir échantillons disponibles et diagnoses concernant les espèces connues du Nigeria au Zaïre, grâce à l'excellent travail récapitulatif de H. Moldenke (1971, pp. 221-230), complété par les indications des Index de l'Association pour l'Étude Taxonomique de la Flore de l'Afrique Tropicale (années 1953 à 1972) en ce qui concerne les descriptions postérieures de nouvelles espèces. Nous avons pu ainsi prendre connaissance de toutes les espèces signalées par H. Moldenke du Nigeria au Zaïre.

Nous concluons de nos recherches qu'il s'agit d'une espèce nouvelle que nous classons dans le genre *Clerodendrum*, sous-genre *Cyclonema*, tout en ayant ci-dessus attiré l'attention sur le fait que cette nouvelle espèce pourrait éventuellement être reconnue plus tard comme appartenant à un

1. En réalité il s'agit d'une expansion périphérique du tégument (signalée jusqu'à ce jour pour le seul genre *Adelosa* Bl., semble-t-il), car cette expansion, chez *Clerodendrum myricoides*, peut s'avancer et se replier au-delà de la partie supérieure de la lame porteuse endocarpique.

nouveau genre de Verbénacées, soit par réhabilitation en partie corrigée et complétée du genre *Cyclonema* primitif de Ch. HOCHSTETTER (1842), soit en créant un autre genre proche de *Clerodendrum*.

Clerodendrum (subg. **Cyclonema**) **anomalum** R. Let., *sp. nov.*

Frutex scandens. Petiolus 1-3 cm puberulus. Lamina ovata 12-14 (—15) × 6-7 (—8) cm, margine leviter undulata, basi late cuneata, apice longe acuminata, nervis lateralibus ± 5-jugis, inferne glandulosa pubescentia cinerascente ± decidua.

Inflorescentiae axillares pseudoracemiformes 5-25 cm longae, fasciculis oppositis instructae; axis, bracteae foliaceae spathulatae ± 5 × 2 mm et pedicelli 2 — 4 mm longi, omnes puberuli.

Flores zygomorphi 8 mm longi. Calyx viridis, extus et intus glandulis discoideis ornatus, late campaniformis 4 mm diametro paene accrescens; tubus 2 mm longus; lobi 5 rotundi 1 mm longi erecti deinde curvi. Corolla virella, lobo infero albido; tubus brevis 4 mm longus curvatus antice valde inflatus, 3 × 2 mm crassus; 5 lobi 3 mm longi, aestivatione imbricati, lobo infero interno distincte concavo deinde valde patulo, 4 mm lato, lobis lateralibus et superis ciliatis extus glandulis discoideis ornatis. Stamina 4 alterna leviter dissimilia; filamenta ad tubum medifixa et inclusa pilosa; antherae dorsifixae loculis parallelis exsertae. Ovarium subcylindricum apice rotundato 2 × 1,5 mm, praeter 2 vittis lateralibus glandulis crassis ornatum; stylus curvatus 8 mm longus paulo exsertus, stigmatibus clavatis 2 similibus infero quam superum vix breviore.

Fructus immaturi rosei deinde drupae brunneae globosae 6-9 mm diametro in vivo esulcatae, epicarpio tenui glandulis circularibus immersis ornatae, mesocarpio leviter crasso. Pyrenae 4 liberae incompletae cum cavitate antica aperta, obovoideae 5 × 3 mm, extus ± 5 cristis longitudinalibus instructae; in cavitate postica clausa semen 1 laterifixum, testa membranacea in alam periphericam expansa et in sicco subtiliter spisse reticulata.

TYPE : *Leeuwenberg 9540*, Cameroun (holo-, WAG; iso-, P, YA).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : CAMEROUN : *Leeuwenberg 9540* (type), 30.3.1972, forêt des Bakaka au km 3 de la route Eboné-Ekomtolo, Eboné se trouvant au km 11 de la route Nkongsamba-Loum (fl., fr., secs et en alcool); *Letouzey 11085*, 21.1.1972, près Nkam à 10 km au NNE de Ngambé, cette localité se trouvant à 100 km à l'est de Douala (fl., j. fr.). — GABON : *Le Testu 6096*, 25.9.1926, Poungwé, à mi-chemin entre Fougamou et Lastoursville (fl.); *7594*, 4.11.1929, Lastoursville (fl.); *8162*, 19.7.1930, Kessipoucou près Lastoursville (fl.).

Cette liane sarmenteuse paraît se rencontrer dans les formations forestières dégradées, sur la bordure broussailleuse des chemins forestiers... et fleurit en saison sèche, tant au Cameroun qu'au Gabon (avec cependant une anomalie pour l'échantillon *Le Testu 8162* fleuri en pleine saison des pluies).

Les quelques détails suivants viennent compléter la diagnose ci-dessus :

a) Rameaux souvent tordus en longues hélices; gros rameaux rectilignes un peu quadrangulaires; jeunes rameaux couverts d'une pubérulence fauve puis ± nus et de teinte grisâtre, avec quelques lenticelles éparses; entrenœuds atteignant jusqu'à 10-15 cm; tige pleine.

b) Pétioles, couverts d'une pubérulence fauve, ± tordus vers la base et laissant souvent par abscission des protubérances courtes spinescentes opposées sur le rameau. Limbes parfois largement ovales et alors arrondis à la base, mais celle-ci triangulairement décurrente sur le haut du pétiole. Nervures secondaires anastomosées en boucles à quelques millimètres de la marge du limbe; nervures tertiaires ± parallèles entre-elles et partant

± perpendiculairement de la nervure médiane et des nervures secondaires.

c) Inflorescences à axe pourpre foncé sur le vif; axe, bractées et pédicelles couverts d'une pubérulence fauve sur échantillons secs. Pédoncule de 2-10 cm de longueur pour des pseudoracèmes de 5-25 cm de longueur, rectilignes ou un peu courbés, au moins en extrémité, les plus grands pseudoracèmes parfois ramifiés à la base, avec 2 axes secondaires pouvant atteindre 10 cm de longueur, opposés et garnis à la base de bractées foliacées bien développées. Sur l'axe du pseudoracème, normalement de 5 à environ 8 paires de fascicules opposés, chaque fascicule formé de 1 à 5 fleurs.

d) Étamines à anthères ovales-lancéolées papilleuses, portées par des filets courbés garnis d'un manchon de gros poils pour les étamines antérieures, à filets plus grêles et moins courbés garnis vers la base de quelques poils du même type pour les étamines postérieures. Structure interne de l'ovaire détaillée ci-dessus, avec 2 lames basales antérieure et postérieure s'avançant entre les bords des carpelles, ceux-ci étant soudés seulement en haut et en bas des 2 loges ovariennes apparentes, avec fente longitudinale antéro-postérieure entre ces loges.

e) Au moment de la fructification, alors que l'ovule longuement pendant se transforme en graine à attache latérale, portée sur le dos d'une lame endocarpique crustacée transversale, des intrusions de voiles et de massifs cellulaires parenchymateux, attenants au repli de l'endocarpe, viennent s'insérer dans la cavité antérieure ouverte, dépourvue de graine, du pyrène. Structure interne du pyrène détaillée ci-dessus. Pyrènes réduits parfois à 3-2 ou 1 par avortement.

Remerciements : Nous adressons nos vifs remerciements à notre collègue H. Moldenke, spécialiste mondialement connu de la famille des Verbénacées, qui a bien voulu examiner nos échantillons et le présent article avant publication et dont les conclusions rejoignent les nôtres quant à la nécessaire réhabilitation du genre *Cyclonena* Hochst., travail à entreprendre dans le cadre d'une révision du genre *Clerodendrum* Linn.; nous ne saurions oublier aussi l'aide apportée par notre ami H. Heine dont les appréciations nous ont été précieuses au cours de notre travail.

BIBLIOGRAPHIE

Briquet, J. — *Verbenaceæ, in* Engler A. & Prantl K., Nat. Pflanzenfam. **4**, 3a : 132-182, Leipzig (1897).

Hochstetter, Ch. — *Nova genera plantarum Africæ... Verbenaceæ, Cyclonema, C. myricoides.* Flora : 225-227, Regensburg (1842).

Lemée, A. — Dict. genres **8a** : 650-657, Brest (1941).

Melchior, H. — A. Engler's Syll. Pflanzenfam. **2** : 435-438, Berlin (1964).

Moldenke, H. — A resume of the *Verbenaceæ...* of the world as to valid taxa, geographic distribution and synonymy **1** et **2**, Wayne, New Jersey (1971).

Robert, G. — Recherche sur l'appareil pilifère de la famille des Verbénacées, 68 p., Lons-le-Saunier (1912).

Thomas, B. — Die Gattung *Clerodendrum* in Afrika. Bot. Jahrb. **68** : 1-98, Leipzig (1936).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - Paris
et Herbier National Camerounais,
BP 194, Yaoundé.

ADANSONIA, ser. 2, 14 (2) : 227-270, 1974.

LE GENRE *NYMPHOIDES (MENYANTHACEÆ)* EN AFRIQUE ET A MADAGASCAR

1re PARTIE : MORPHOLOGIE

par Aline RAYNAL

SUMMARY: Several species from Africa and Madagascar had been distinguished by the classical authors within the genus *Nymphoides*, but all of them have since been lumped into a single pantropical taxon, *N. indica*. The use of inconsistent characters seems to have induced these extreme taxonomic treatments.

Field observation made obvious that distinct species were to be recognised within *N. indica sensu latissimo*. It proved necessary to enlighten morphological characters upon which species could be distinguished, a goal the author attempted to reach here.

Vegetative parts show interesting distinctive characters through a study of root-stock, stems and runners, tuber-roots, different kinds of leaves, shape and texture of the limb. Inflorescences are very homogeneous, but the flower shows numerous delicate structures sharply characteristic of taxonomic units; unfortunately, these structures are uneasy to observe on herbarium specimens; among them, corolla color, size and ornementation, staminodial and hypogynous glands, stigmas, as well as heterostyly. Fruits and seeds, of good preservation in herbarium, give easy characters of size, shape and ornementation, but some of them (e.g. spinules on seed) may vary freely without any specific correlation.

This morphological survey has made possible an approach of the relation between biology, taxonomy and evolution of the genus.

The purely taxonomic part (key and descriptions) will be dealt with in a second part, to be published later.

*
* *

Les *Nymphoides* sont de ces plantes aquatiques à feuilles flottantes et belles fleurs fragiles dont l'étude a souvent rebuté les taxonomistes; cette désaffection résulte de l'aspect navrant et des difficultés d'observation du matériel d'herbier, en cela si éloigné de l'abord séduisant et parfumé des plantes vivantes; celles-ci, pourtant, offrent dans leur fragilité turgide, des caractères morphologiques remarquables.

La connaissance du genre en Afrique a connu bien des avatars; certains auteurs pressentirent l'existence de plusieurs espèces pour lesquelles ils ne mettaient en lumière que des distinctions peu satisfaisantes, livrées par l'herbier; d'autres, devant ces difficultés, se bornèrent à tout rassembler en une unique espèce. L'étude de plantes vivantes dans la nature m'a

convaincue de la pluralité des espèces africaines, et j'en ai conçu la nécessité de les distinguer par des caractères qui, quoique parfois difficiles à voir en herbier, ne subissent que peu de variations individuelles; ayant pu, au départ, analyser finement un petit nombre d'espèces sur le vif, j'ai tenté de retrouver ces caractères intéressants sur le matériel d'herbier disponible, afin d'étendre mes observations à l'ensemble des représentants africains du genre.

Le but de ce travail est donc la définition des taxons constituant le genre *Nymphoides* en Afrique; j'ai trop conscience des problèmes sur lesquels tant de taxonomistes ont buté pour prétendre donner ici un tableau définitif de cette partie du genre. Parmi les espèces ici reconnues, dont j'ai dû nommer moi-même un certain nombre, beaucoup ne me sont connues que par des spécimens d'herbier : je sais ma connaissance inégale, et des études complémentaires sur du matériel plus abondant et mieux préservé sont souhaitables.

I. — HISTORIQUE DU GENRE EN AFRIQUE

Les botanistes voyageurs ont très tôt reconnu en Afrique et dans les îles voisines l'existence de représentants du genre *Nymphoides*, classés à l'époque dans les *Menyanthes*. Dès la fin du XVIIIe siècle, THUNBERG (25, p. 34) signale le *Menyanthes indica* L. au Cap, tandis que BORY DE ST. VINCENT (7, p. 236) le dit croître dans les marécages de l'île Maurice. A la même époque, l'Afrique tropicale commençait à fournir des spécimens; mais ceux-ci restèrent très longtemps identifiés au « Ménianthe des Indes ».

Il faut attendre 1838 pour que GRISEBACH (12) mette en évidence l'existence en Afrique de plusieurs espèces; il en distingue 5 dont 4 nouvelles, et rapporte à *Limnanthemum cristatum* (L.) Gris. (*Nymphoides cristata* (L.) O. Ktze.) les récoltes de l'Ile Maurice et de Madagascar; il ne croit pas devoir reconnaître le *Limnanthemum indicum* (L.) Gris. hors de l'Inde. Son analyse du genre, qu'il isole des *Menyanthes* sous le nom de *Limnanthemum*, nous révèle les difficultés particulières à l'étude de ce groupe, difficultés auxquelles se heurteront par la suite bien des auteurs; tentant de décrire les plantes avec la minutie qui lui est coutumière, il s'attache en particulier à la structure des fleurs, dans la mesure où les rares échantillons dont il dispose lui permettent l'observation de fragments de corolles écrasés, décolorés et plus ou moins gélifiés. Dans ce louable effort, il ne pourra éviter totalement l'écueil des descriptions florales inexactes, les pièges de l'hétérostylie, de l'immaturité des fruits par exemple.

Exception faite de quelques descriptions d'espèces nouvelles au cours du XIXe siècle, il faut attendre N. E. BROWN (4) en 1904 pour avoir une nouvelle vue d'ensemble du genre en Afrique; 9 espèces, dont 5 nouvelles, sont distinguées, montrant ainsi la complexité, déjà pressentie par GRISEBACH, du genre dans cette partie du monde. N'ayant à sa disposition qu'un petit nombre de spécimens desséchés, et persuadé de la coexistence d'espèces différenciées, il tente de vaincre le problème posé par ces plantes

aquatiques si diverses sur le vif et d'apparence si confusément homogène après dessiccation. Malheureusement abusé par la variabilité des quelques éléments qu'il peut utiliser, il décrit des individus plutôt que des espèces. C'est ainsi que trois de ses nouvelles espèces sont synonymes de *Nymphoides forbesiana* (Griseb.) O. Ktze., nom qu'il n'utilise pas; par contre, il place le type de cette espèce sous un quatrième nom (*Limnanthemum thunbergianum* Griseb.); il faut en outre noter que le matériel cité sous le nom de *L. indicum* appartient encore à ce taxon. En bref, les échantillons de *Nymphoides forbesiana* ont été dispersés par N. E. Brown sous 5 noms différents.

Une telle confusion, prise pour résultat d'une grande plasticité, devait logiquement amener les auteurs suivants à une conception compréhensive des espèces; ceci apparaît lorsque Hutchinson & Dalziel, en 1931, ne signalent d'Afrique occidentale qu'une seule espèce ; leur *Limnantheum senegalense* recouvre en réalité trois de nos espèces.

L'aboutissement de cette tendance est la réunion explicite de tous les *Nymphoides* africains en une espèce unique, *N. indica* (L.) O. Ktze., par de Wit (**28**) puis Marais & Verdoorn (**17**), suivis par P. Taylor (**24**), Friedrich-Holzhammer (**10**)... Cette réunion est fondée sur la remarque suivante, « the characters used to distinguish groups within the taxon constantly break down » (**17**, p. 243); parfaitement justifiée en ce qui concerne les quelques caractères effectivement utilisés par les auteurs précédents, cette remarque néglige cependant les nombreux autres caractères que présentent les plantes. Une telle fusion des espèces reflète plus le désir d'écarter un problème incompris que la décision délibérée de réunir des taxons insuffisamment distincts; il faut d'ailleurs noter que, malgré l'ampleur de ce rassemblement de Wit (**28**) distingue les *N. indica*, de l'Ancien Monde, et *N. humboldtiana* (Griseb.) O. Ktze., d'Amérique, distinction traditionnelle basée sur la géographie plus que la morphologie [1].

Dans le même temps, à l'occasion de mises au point régionales, certains auteurs semblent percevoir l'existence d'espèces géographiquement localisées; ainsi, Andrews (**1**), puis Cufondontis (**8**) admettent l'existence de taxons propres aux pays qu'ils étudient (respectivement *Nymphoides nilotica* (Kotschy & Peyr.) J. Léon. et *Limnanthemum brevipedicellatum* Vatke). Dès 1954, Berhaut (**5**) avait distingué, à juste titre, deux plantes au Sénégal, mais il leur appliquait des noms inadéquats; son effort devait passer à l'époque pour une confusion taxonomique, non pour une simple confusion nomenclaturale, et n'être pas repris dans la Flora of West Tropical Africa (**24**).

Enfin, ayant étudié le problème de la distinction d'espèces au sein des *Nymphoides* africano-malgaches, j'ai été amenée (**21**) à reconnaître 12 espèces dont 6 nouvelles.

..

1. Ornduff (**19**) a, d'ailleurs, très justement rangé *N. humboldtiana* dans la synonymie de *N. indica*.

II. — ÉTUDE CRITIQUE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

Oevant l'échec des essais taxonomiques sur les *Nymphoides* africains, il a fallu s'écarter résolument des voies suivies jusqu'à présent dans l'étude de ce genre. C'est pourquoi j'ai dû étudier d'une façon critique les caractères utilisés par les auteurs précédents pour distinguer leurs taxons, rechercher le plus grand nombre possible d'autres caractères, définir les différentes valeurs que chacun peut prendre et en déduire l'intérêt taxonomique de ces variations, en ayant soin d'apprécier la variabilité et la fiabilité de ces caractères. C'est donc une étude morphologique des *Nymphoides* africains qui m'a permis de mettre en évidence un grand nombre de caractères sur lesquels s'appuie la distinction des espèces.

La recherche de caractères effectuée tant sur matériel vivant que conservé à l'alcool ou desséché, m'a amenée à étudier morphologiquement quelques espèces non africaines; j'ai ainsi pu observer certains caractères non représentés en Afrique. Oans l'espoir d'une part d'aider à la compréhension du genre dans son ensemble, d'autre part de permettre la comparaison de caractères homologues, on trouvera ainsi dans ce chapitre la description de quelques caractères absents d'Afrique.

1. — LES PRINCIPAUX CARACTÈRES OISTINCTIFS UTILISÉS CLASSIQUEMENT

La plupart de ces caractères présentent l'intérêt d'être observables sur presque tous les échantillons d'herbier, si pauvres soient-ils : on comprend aisément qu'ils aient été si largement utilisés autrefois. Ils ne permettent malheureusement pas, à de rares exceptions près, d'étayer convenablement les distinctions taxonomiques établies par les auteurs.

Les caractères foliaires — dimensions et texture du limbe, verrucosités sous le limbe et nervures saillantes dessus, longueur et épaisseur du pétiole vrai... — longueur et nombre des pédicelles floraux dans l'inflorescence, ont bien sûr été mis en évidence autant que possible; mais ils peuvent présenter des variations considérables, liées à la vigueur de la plante ou à la saison par exemple, et ne doivent être utilisés qu'avec prudence, après étude de nombreux échantillons.

Les fruits et les graines ont fourni une série de données sur lesquelles Grisebach (12) et plus encore N. E. Brown (4) ont appuyé leurs distinctions spécifiques; le nombre de graines dans la capsule, la longueur du calice comparée à celle du fruit, sont en certains cas utiles, si l'on tient compte de la marge de variation qui peut les affecter; quant à la forme, la couleur, la luisance des graines, largement exploitées par ces auteurs, elles varient considérablement au cours de la maturation. C'est par exemple la couleur des graines qui permet essentiellement à N. E. Brown (4) de séparer entre elles deux de ses nouvelles espèces, *Limnanthemum kirkii* et *L. whytei*; de blanchâtres les graines deviennent ocres à maturité, et

il n'a ainsi distingué que deux stades de maturation du fruit représentés respectivement par le type de *L. whytei*, immature, et celui de *L. kirkii*, mûr; conspécifiques, ces deux échantillons se classent dans *N. forbesiana.* Enfin, l'ornementation des graines, si remarquable, présente, chez certaines espèces, toutes les formes depuis l'épiderme lisse jusqu'à l'épiderme hérissé de tubercules digitiformes au sein d'une même population par ailleurs très homogène, ainsi que MARAIS & VERDOORN **(17)** l'ont déjà souligné.

Les auteurs ont entrevu, ici ou là, d'autres caractères distinctifs, mais leur observation systématique sur les différents taxons était difficile en l'absence d'un matériel abondant et bien préservé; et ces auteurs ne l'ont pas recherchée comparativement d'une espèce à l'autre. C'est ainsi que sont décrites occasionnellement la couleur de la corolle, l'ornementation des pétales, les glandes interstaminales et hypogynes, les étamines, éléments remarquablement stables à l'intérieur d'une même espèce, mais qui restèrent malheureusement inexploités taxonomiquement.

Il convient évidemment de laisser ici de côté des caractères induits par l'existence chez certaines espèces d'une hétérostylie, dans lesquels GRISEBACH **(12)** avait cru voir des critères taxonomiques.

2. — RECHERCHE CRITIQUE DES CARACTÈRES DISTINCTIFS

A. — BUT TAXONOMIQUE ET DÉMARCHE SUIVIE

La recherche de caractères nouveaux et l'observation systématique de ceux jusqu'ici décrits sporadiquement apparaissent comme l'indispensable préliminaire à toute tentative de révision taxonomique des *Nymphoides* africains; un tel effort ne peut être fructueux que si l'étude porte sur un matériel convenable.

Ayant eu la chance d'analyser quelques espèces sur le vif, mon attention a été attirée par un bon nombre de caractères remarquables; dans le but d'étendre l'observation de ces points précis, et d'en enrichir la liste autant que possible, j'ai étudié, chaque fois que je l'ai pu, des spécimens conservés en alcool d'une part, des échantillons riches et bien préparés [1] d'autre part. C'est ainsi que j'ai pu remarquer la variation de bien des caractères dans l'ensemble du matériel africain désormais assez abondant; une critique serrée de ces variations, une recherche des hiatus dans leur étendue et les corrélations entre changements de valeurs des caractères a permis la discrimination entre caractères aléatoirement ou écologiquement variables, sans intérêt taxonomique, et caractères stables à l'intérieur de certains groupes qu'ils peuvent taxonomiquement définir. C'est donc essentiellement sur l'étude des bons matériaux que s'est trouvée basée, au départ, ma conception des espèces; dans une phase ultérieure, utilisant

1. Grâce à l'étude des différentes parts d'herbier d'une même récolte, les observations peuvent être beaucoup plus étendues que lorsqu'elles ne portent que sur un matériel moins abondant.

des caractères mineurs, j'ai pu rapporter à ces espèces les matériaux incomplets et les récoltes anciennes. Une telle démarche, peut-être contraire à celle généralement préconisée selon laquelle la conception des taxons doit reposer sur l'étude de tout le matériel disponible, était cependant inévitable ici, tant est mauvaise la conservation des échantillons de *Nymphoides*.

B. — DESCRIPTION SYNTHÉTIQUE DU GENRE *NYMPHOIDES* EN AFRIQUE

Elle permettra la mise en évidence des caractères susceptibles de variation, et la discussion de leur utilisation dans la définition d'espèces.

APPAREIL VÉGÉTATIF.

Les *Nymphoides* sont des plantes aquatiques qui tolèrent, au plus, une brève exondation saisonnière au cours de laquelle elles peuvent vivre en pélophytes sur la boue humide. Les tiges et feuilles, charnues, cassantes, ont une odeur acidulée agréable lorsqu'on les sort de l'eau. Enracinés au fond de l'eau, les *Nymphoides* étalent leurs limbes foliaires à la surface, près de laquelle les tiges pétioliformes portent les inflorescences; sur ce thème très simple, la structure végétative présente des variantes intéressantes souvent passées inaperçues jusqu'à présent (fig. 1), mais susceptibles de fournir des caractères taxonomiquement utilisables.

La souche fixée au substrat produit des pousses latérales unifoliées qui simulent remarquablement les feuilles en rosette d'un *Nymphæa* par exemple; mais l'apparition d'inflorescences sur ce qui semble les pétioles des feuilles oblige à interpréter l'architecture générale des *Nymphoides* d'une façon plus nuancée. Deux structures caulinaires se distinguent dans une même plante : d'une part l'organe enraciné, monopodial, non florifère, à entrenœuds subnuls, d'autre part les tiges flottantes qu'il produit, sympodiales, florifères, à entrenœuds très allongés.

SOUCHE (RHIZOME)

La souche enracinée est vivace ou annuelle; on la trouve grêle, simple et annuelle chez *Nymphoides milnei* ou *N. tenuissima* par exemple (fig. 1, *A*). Elle est plus fréquemment puissante, pérenne et ramifiée et a, outre un rôle d'ancrage, une fonction d'organe de réserve, de survie; dans ce cas elle peut présenter deux aspects. *N. indica* montre une souche semblable à celle que l'on peut observer chez la plupart des *Nymphoides* vivaces : brève, verticale, elle forme avec ses rejets latéraux courts une touffe compacte (fig. 1, *C*). Très différente est celle du *N. bosseri*, fort rhizome charnu, rampant-ascendant, ramifié, évoquant celui du *Menyanthes trifoliata* L. (fig. 1, *B*); un tel rhizome n'a encore jamais été signalé dans le genre *Nymphoides*.

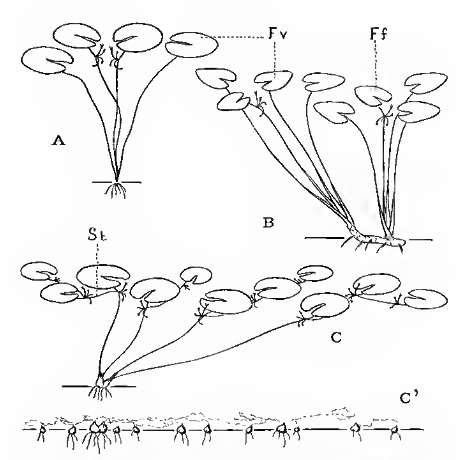


Fig. 1. — Schéma de quelques types d'appareil végétatif chez **Nymphoides**. **A**, espèce annuelle non stolonifère, à souche grêle (*N. milnei*); **B**, espèce vivace non stolonifère à souche rampante (*N. bosseri*); **C**, espèce vivace stolonifère à souche courte (*N. indica*), et **C'**, la même : en cas d'assèchement temporaire, chaque nœud flottant s'enracine. — *Fv*, feuille végétative flottante; *Ff*, feuille florifère; *St*, stolon.

Rameaux flottants.

L'interprétation des rameaux flottants n'est pas sans poser de problèmes; leur physionomie étrange, et l'inévitable et presque inconsciente comparaison aux *Nymphæa*, ont fait bien souvent dire que le pétiole porte un glomérule inflorescentiel. En fait, les tiges émises par la souche sont formées d'un unique entrenœud, de la base au voisinage de la surface de l'eau; une inflorescence se développe au nœud au-delà duquel la tige semble se prolonger en un pétiole; l'apparition d'une structure dorsiventrale (fig. 2, *B*) marque ce passage tige-pétiole, malgré l'apparente continuité dans la direction, le diamètre et la texture des deux organes (Pl. 3, *A*).

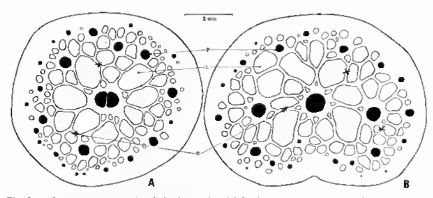


Fig. 2. — Structures comparées de la tige et du pétiole chez **Nymphoides indica** (*J. & A. Raynal 9476*), coupes transversales; **A**, coupe de la tige (« faux-pétiole ») peu au-dessous du nœud florifère : organisation radiée; **B**, coupe du pétiole prolongeant cette même tige, peu au-dessus du nœud florifère : organisation dorsiventrale. — *F*, faisceau cribro-vasculaire; *L*, lacune aérifère; *S*, sclérite.

Il semble que l'architecture d'une telle tige ait été déjà interprétée par Saint-Hilaire (**22**, t. 2, p. 415); il reconnaît dans l'inflorescence une « ombelle » terminale déjetée sur le côté en raison du port flottant de la plante, et à la feuille unique une position latérale devenue secondairement terminale en raison de son rôle de sustentation sur l'eau. Reprise par Goebel (**11**), cette interprétation semble la plus satisfaisante en ce qui concerne les *Nymphoides* que l'on rencontre en Afrique (Pl. 3, *A*, *B* et *C*).

Stolons.

De nombreuses espèces de *Nymphoides* produisent des stolons qui courent à la surface de l'eau. On peut ainsi observer de très longues tiges flottantes, parfois détachées de toute base enracinée sans que cela nuise à leur développement, et portant çà et là des feuilles et des fleurs.

Des observations sur un grand nombre d'espèces, tant africaines qu'extra-africaines, m'ont amenée à distinguer deux types d'architecture des stolons de surface dans le genre.

— *Stolon à croissance exclusivement sympodiale* (*stolon de type* N. indica).

Il se présente comme une longue tige simple courant sous la surface de l'eau, et portant de loin en loin des feuilles flottantes alternes; chaque nœud porte une inflorescence et généralement des racines adventives. L'apparence est celle d'une tige feuillée portant des inflorescences (fig. 1, *C*); mais à chaque nœud feuille et inflorescence sont opposées par rapport à l'axe qui se continue (Pl. 3, *B*) : il semble bien que la croissance de ces longues tiges flottantes soit de type sympodial, interprétation proposée depuis longtemps déjà (**11**).

Chez *Nymphoides indica* ou *N. forbesiana* par exemple, comme chez

N. brevipedicellata, le stolon est issu d'un bourgeon végétatif situé à l'aisselle de la feuille flottante, au contact du glomérule inflorescentiel (Pl. 3, *A*). Un entrenœud unique, pouvant atteindre plusieurs décimètres de long, terminé par une inflorescence et une feuille constitue « l'élément de stolon »; l'aisselle foliaire produit l'élément de stolon suivant (Pl. 3, *C*). Ainsi, chaque inflorescence peut être considérée comme terminale.

— *Stolon à croissance alternativement monopodiale et sympodiale* (*stolon de type* N. peltata).

L'architecture complexe de ces stolons rend leur interprétation plus délicate; bien qu'on ne les trouve chez aucune espèce africaine, il est intéressant de parler brièvement de leur morphologie ici, afin de permettre la comparaison de structures homologues.

Chez *N. peltata* par exemple (Pl. 3, *E*) l'allongement du stolon s'effectue au cours d'une phase de croissance végétative, monopodiale, où sont produits des entrenœuds longs terminés chacun par une feuille végétative. L'apparition d'un entrenœud très court, unique, marque la fin de cette phase monopodiale; à son sommet apparaissent une feuille et une inflorescence terminale. Un rameau axillaire issu de la base de l'entrenœud court assure sympodialement l'allongement ultérieur du stolon.

Ainsi, le stolon de *N. peltata* apparaît constitué d' « articles » monopodiaux portant des feuilles végétatives alternes, séparées par des entrenœuds longs, et terminés chacun par 2 feuilles [1] subopposées (séparées en fait par un entrenœud court) et une inflorescence (Pl. 3, *D*). Ces « articles » monopodiaux se succèdent sympodialement.

Par ailleurs des rameaux sont souvent produits par l'aisselle des feuilles végétatives; on peut alors dire que le prolongement sympodial du stolon n'est jamais qu'un cas particulier, favorisé, parmi toutes ces ramifications : issu de l'aisselle de la dernière feuille végétative de la pousse monopodiale, il s'accroît plus vite que ceux qui apparaissent immédiatement en dessous.

Enfin, selon Wagner (27), apparaît une pousse végétative monopodiale à entrenœuds courts au début de la saison hivernale; mais je n'ai pas pu observer ce type de croissance sur des plantes cultivées en eau libre, à Paris.

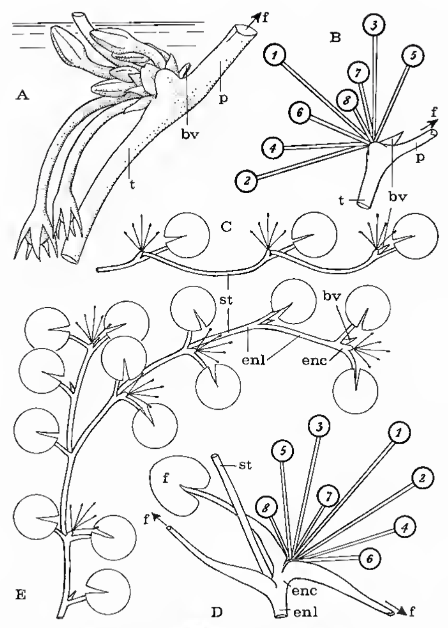
Il apparaît donc, dans le genre *Nymphoides*, deux types de stolons fondamentalement différents.

L'un (*N. indica*) a une croissance strictement sympodiale, tous les nœuds et entrenœuds étant respectivement équivalents entre eux, et chaque entrenœud portant son inflorescence terminale; le stolon ne s'accroît que dans le cadre de la floraison.

L'autre (*N. peltata*) présente une croissance végétative indépendante de la production de fleurs, et si l'inflorescence est également terminale elle apparaît à l'extrémité d'un ensemble végétatif organisé.

Cette différence d'architecture du stolon flottant constitue un excellent

1. Quelques éléments bractéaux peuvent éventuellement se développer en petites feuilles flottantes et l'inflorescence est alors encadrée non plus par 2, mais 3, 4 ou 5 feuilles, de tailles décroissantes.



Pl. 3. — Architecture de l'appareil caulinaire flottant chez **Nymphoides**. — **A,** jeune inflorescence (*N. brevipedicellata, J. & A. Raynal 12713*) : le stolon se prolongera ultérieurement à partir du bourgeon végétatif; le pédicelle de la fleur épanouie, exondée, a été sectionné. **B,** diagramme de l'inflorescence précédente. **C,** schéma architectural du stolon de type *N. indica* ou *N. brevipedicellata* : succession sympodiale d'articles florifères. — **Nymphoides peltata** (obs. *in vivo*) : **D,** diagramme d'une inflorescence montrant, en outre, le départ axillaire de l'élément de stolon suivant. **E,** schéma architectural d'un stolon flottant montrant la succession sympodiale d'éléments monopodiaux formés d'entrenœuds longs, terminés par des entrenœuds courts et une inflorescence. — Les numéros indiquent l'ordre dans lequel s'épanouissent les fleurs; *enc*, entrenœud court; *enl*, entrenœud long; *f*, feuille; *p*, pétiole; *st*, stolon; *t*, tige pétioliforme.

critère de distinction taxonomique. Si toutes les espèces africano-malgaches se rangent, à ce point de vue, dans le groupe de *N. indica*, plusieurs espèces euro-asiatiques se rangent dans le groupe de *N. peltata* (*N. biflora*, de Ceylan, par exemple).

RACINES TUBÉRISÉES.

Certaines espèces produisent, aux nœuds flottants, un faisceau de courtes racines charnues, dures, brunâtres, gorgées de réserves; lorsque le nœud, portant un bourgeon dormant, se trouve isolé de la plante-mère, et en particulier après la saison défavorable, ces racines fournissent un apport nutritif facilitant le bouturage et l'installation de la jeune plante, mais elles semblent ne jouer aucun rôle dans la flottaison ou l'ancrage de l'organe isolé. Ces racines sont à peu près constantes chez certaines espèces (*N. aquatica* d'Amérique du Nord par exemple, **9**), tandis qu'un bon nombre de taxons semblent incapables de produire de tels organes. Ce caractère est taxonomiquement intéressant, bien qu'il ne puisse être apprécié que sur du matériel bien développé.

FEUILLES.

Il serait banal de dire que la feuille de *Nymphoides* ressemble étrangement à celle de Nymphéa ou de Nénuphar. Poussant l'analyse un peu plus loin, on peut reconnaître différentes sortes de feuilles chez *Nymphoides*, et nous allons voir l'intérêt taxonomique que l'on peut en tirer.

a) *Feuilles submergées.*

Il semble bien que tous les *Nymphoides* soient susceptibles de produire des feuilles submergées aux stades juvéniles ou lors d'une brusque élévation du niveau de l'eau. La plupart du temps, ces feuilles à limbe spatulé, semi-translucide, ondulé (**23**, p. 223), ne sont que l'indice d'un état transitoire, et sont disparues à l'époque de la floraison.

Cependant, certaines annuelles à cycle probablement bref conservent à l'état adulte une rosette de petites feuilles ulviformes submergées; ce caractère traduit une biologie de type thérophytique, liée à des biotopes qui ne sont que très temporairement favorables à la plante : aussi le voit-on « potentiel » chez certaines espèces où il ne se réalise pas constamment; c'est le cas de *N. elegans*, chez qui les feuilles submergées sont fréquentes, et de *N. rautaneni*, où elles sont occasionnelles. Par contre, l'asiatico-malais *N. parvifolia* le montre de façon à peu près constante.

b) *Feuilles flottantes.*

Ce sont les feuilles étalées sur l'eau, le plus souvent suborbiculaires, évoquant celles des Nymphéas.

Feuilles flottantes végétatives.

Sur les stolons, il n'existe de feuilles flottantes végétatives que chez les espèces à stolons de « type *N. peltata* »; chez les espèces à stolons strictement sympodiaux, les feuilles végétatives, lorsqu'elles existent, ne sont portées que par la souche enracinée. Le pétiole est assez long pour que le limbe s'épanouisse à la surface de l'eau, et l'on n'observe, un peu au-dessous du limbe, aucune structure évoquant un nœud florifère, même avorté, ni aucun passage tige-pétiole comme on en voit au niveau des inflorescences.

Les feuilles végétatives constituent une rosette périphérique aux feuilles florifères (fig. 1, *A* et *B*. « Fv »). Elles ne s'observent pas chez les espèces stolonifères africaines à l'état adulte, il semble qu'elles n'y puissent exister qu'à un stade juvénile, par contre, elles sont normales chez d'autres espèces stolonifères comme *N. peltata* par exemple. Leur présence chez une plante fleurie constitue un caractère taxonomique intéressant.

Feuilles florifères.

— *Pétiole des feuilles florifères.* La souche ne porte pas directement les feuilles associées aux inflorescences, malgré l'aspect uniforme des pétioles ou tiges qui en sont issus; chez *Nymphoides bosseri.* cette uniformité est particulièrement remarquable : les tiges (portant les inflorescences) et les pétioles des feuilles végétatives sont de la même façon engainants à la base. C'est pourquoi on a pu utiliser d'une manière imagée le terme de pseudo-pétiole (« false petiole » de Baker & Brown, **4**) pour définir, dans les descriptions pratiques, le long entrenœud unique séparant la souche de l'inflorescence. Cependant (fig. 2) les structures anatomiques comparées de pseudo-pétiole et vrai pétiole sont distinctes. Le pétiole vrai n'existe qu'entre le nœud florifère où il est inséré et le limbe foliaire; sa longueur varie à la fois selon les espèces, et selon la vigueur et les conditions de vie de la plante; l'utilisation taxonomique de cette donnée exige donc des précautions. Chez certaines espèces, le pétiole n'excède jamais quelques millimètres de long (*N. rautaneni*, *N. forbesiana*, *N. bosseri*, et bien d'autres espèces que nous qualifierons de petites). Chez d'autres (*N. indica*, *N. brevipedicellata*), il dépasse généralement une quinzaine de millimètres et peut atteindre plusieurs centimètres, mais les individus chétifs, souffrant par exemple de la baisse des eaux, présentent un appareil végétatif réduit et le pétiole de leurs feuilles peut ne mesurer qu'à peine 1 cm. L'observation d'un grand nombre de spécimens permet de définir les longueurs les plus fréquentes chez les individus normalement développés, et les variations extrêmes présentées par une espèce; autant que possible, il faut s'efforcer de n'utiliser taxonomiquement que les longueurs mesurées sur des individus moyens bien développés; les valeurs extrêmes observées n'ont qu'une signification indicative : il est toujours possible de trouver des individus très appauvris ou luxuriants qui sortent de ce cadre.

— *Stipules.* La jeune inflorescence est contenue entre deux oreillettes plus ou moins scarieuses, situées de part et d'autre de la base du pétiole (Pl. 3, *A*); on peut peut-être y reconnaître des stipules. Les oreillettes stipulaires brèves, arrondies, légérement concaves chez la plupart des espèces africaines, sont au contraire longuement triangulaires, acuminées, presque spathacées chez *N. bosseri.* Hors d'Afrique, chez *N. peltata* par exemple, elles peuvent se présenter comme les oreillettes scarieuses d'une base de pétiole longuement engainante.

— *Forme du limbe.* Le limbe des feuilles, le plus souvent orbiculaire, s'étale à la surface de l'eau et flotte; il rappelle beaucoup celui des *Nymphæa*; son contour arrondi se prolonge en oreillettes, l'attache du pétiole se trouvant plus ou moins centrale.

La base du limbe s'échancre en un sinus parfois si resserré que les marges se recouvrent sur une certaine longueur prés du pétiole (Pl. 4, *1*), mais la feuille n'est pas réellement peltée : le pétiole s'évase largement à son sommet, et tout au plus, en certains cas, le limbe se referme-t-il sur à peine 1 mm à la pointe du sinus. Les caractères du sinus ne peuvent guère être utilisé taxonomiquement ; leurs variations semblent largement liées aux conditions trophiques de croissance de la plante.

Les feuilles des espèces africaines sont entières sur leurs marges, et si certains auteurs (4) ont pu les dire parfois crénelées c'est sans doute par confusion avec des feuilles de *Nymphæa* croissant à proximité. Cependant, les limbes de *N. crenata* ou *N. peltata* par exemple peuvent être crénelées, le sommet des dents correspondant aux nervures.

Le contour du limbe est soit orbiculaire (le plus souvent), soit allongé; on trouve là une donnée taxonomique utilisable, à condition de définir ces variations avec quelque rigueur.

Malgré sa forme remarquablement simple, le limbe se compose de deux zones distinctes, la partie principale et les oreillettes; la partie principale, organisée de part et d'autre de la nervure médiane, prolonge le pétiole, tandis que les oreillettes constituent le retour (fig. 5, *A*). La plus grande largeur de la feuille se situe à un niveau proche de celui où s'attache le pétiole; c'est dans cette région élargie que le lobe principal passe aux oreillettes.

Chez tous les *Nymphoides* africano-malgaches, les oreillettes se développent de telle sorte qu'elles s'inscrivent, à peu de choses près, dans un demi-cercle défini par la plus grande largeur du limbe (Pl. 4). Le lobe principal, au contraire, ne présente pas une telle homogénéité : lorsque le limbe a une forme allongée, c'est à l'allongement relatif de ce lobe médian qu'il la doit. En effet, si l'on poursuit le tracé du cercle défini par la plus grande largeur du limbe, on constate qu'il correspond assez bien au contour du lobe médian dans le cas des feuilles orbiculaires (fig. 4, *1-6*); mais chez certaines espèces, ce lobe déborde largement le cercle (fig. 4, *7-9*), sa forme est plus proche d'une ogive que d'un demi-cercle.

Il est intéressant de remarquer que si la forme générale du limbe se modifie au cours de sa croissance, l'allongement relatif du lobe principal

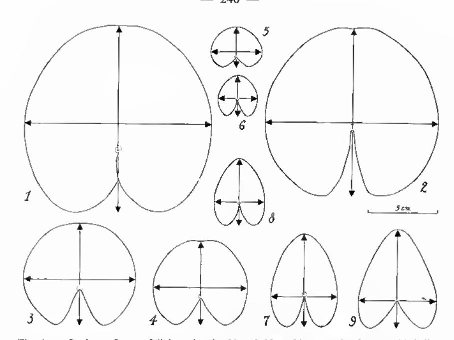


Fig. 4. — Quelques formes foliaires chez les **Nymphoides** africano-malgaches : **1, N. indica; 2, N. brevipedicellata; 3, N. ezannoi; 4, N. rautaneni; 5, N. guineensis; 6, N. elegans; 7, N. tenuissima; 8, N. milnei; 9, N. bosseri.** — Les flèches matérialisent les plus grandes longueur et largeur du limbe; le contour est suborbiculaire chez certaines espèces (*1-6*), tandis qu'il s'éloigne notablement du cercle chez d'autres (*7-9*).

n'est guère affecté par ce développement dès que sont dépassés les stades primodiaux. Les ébauches des feuilles orbiculaires prennent rapidement une forme triangulaire, puis les très jeunes feuilles se cordent à la base mais restent triangulaires - en coin au sommet (fig. 5, *B*); bien que n'ayant pas encore acquis sa forme arrondie, le lobe principal s'inscrit toutefois dans le cercle défini par la plus grande largeur : il semble que le rapport allongement du lobe principal à plus grande largeur soit fixé très tôt au cours de la croissance du limbe, et de toute façon bien avant qu'elle soit terminée.

Tout se passe comme si la croissance en largeur de la feuille ne se faisait pas de façon homogène le long de ses marges; il se produirait un élargissement très précoce de la zone-limite entre lobe principal et oreillettes, aussi précoce que l'allongement du lobe principal et précédant l'allongement des oreillettes en direction opposée (fig. 5, *B*); ainsi, très tôt se trouverait à peu près atteint le rapport longueur-largeur de la feuille, qui croîtrait ensuite de façon homothétique. Ayant acquis une forme triangulaire par le jeu de son allongement et de l'élargissement précoce de sa base, le lobe principal n'arrondirait son contour que tardivement; une croissance marginale limitée à ce lobe (ou tout au moins beaucoup plus intense à son niveau), et non pas égale tout le long des bords du limbe, semble pouvoir être invoquée. Cette hypothèse appelle quelques remarques :

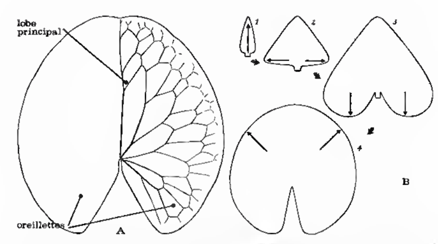


Fig. 5. — Édification du limbe chez **Nymphoides brevipedicellata.** — **A,** limbe adulte; les trois territoires reconnus dans son interprétation sont indiqués. — **B,** les phases de croissance successives du limbe (représentation schématique); les flèches indiquent les directions de croissance : **1,** allongement de l'ébauche; **2,** élargissement de la base du limbe et acquisition précoce des proportions qu'il conservera au cours de son développement ultérieur; **3,** développement des oreillettes; **4,** arrondissement tardif par un phénomène de croissance marginale qui semble n'affecter que le lobe principal.

— La forme orbiculaire des feuilles de la plupart des espèces de *Nymphoides* n'est pas due à une croissance marginale régulièrement répartie sur toute la périphérie du limbe; les territoires appelés ici partie principale d'une part, oreillettes d'autre part, malgré leur apparente virtualité dans des feuilles de forme aussi simple, ont des modes de croissance distincts qui leur donne une réelle individualité. On ne peut ici qu'évoquer la feuille trifoliolée de *Menyanthes*, genre évidemment affine de *Nymphoides*, chez qui ces trois territoires seraient, à la suite d'un développement de même type, isolés les uns des autres.

— La forme allongée du limbe chez certaines espèces (*N. bosseri*, *N. tenuissima*, *N. milnei*) ne peut être imputée à un simple défaut de croissance marginale tardive, il semble que les proportions du lobe médian soient à peu près définies dès les stades très jeunes du développement.

— En corollaire, l'allongement du lobe principal constitue un caractère utile à la taxonomie; il ne doit pas être confondu avec une forme vaguement triangulaire de ce lobe qui, elle, peut n'être qu'un aspect transitoire dû à une croissance imparfaite; c'est pourquoi nous considérons que le *N. humilis* se place parmi les espèces à feuilles isodiamétriques malgré l'apex en coin des rares feuilles normales que nous connaissons de cette plante.

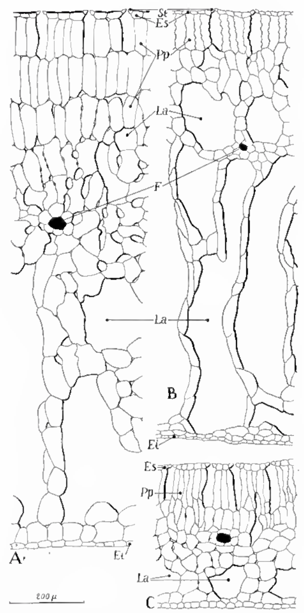
Il faut signaler ici un cas très curieux de modification du limbe sous l'influence de conditions écologiques extrêmes; ce phénomène ne nous est connu que par une seule récolte, abondante et homogène, et il semble préférable de la placer dans l'espèce *N. humilis* (dont elle partage les carac-

tères de fleur et de fruit) sans accorder, en l'état actuel de nos connaissances, d'importance taxonomique à sa physionomie très particulière et exceptionnelle. L'échantillon *de Wailly 5353* fut récolté dans les violents courants tourbillonnaires du Niger franchissant les rapides de Fafa, près de Gao; nous sommes certes très loin des mares herbeuses et vaseuses, des collections d'eau stagnantes, des ruisseaux calmes, habitats ordinaires des *Nymphoides*, ses feuilles, ne pouvant se maintenir en surface, battues par le flot, flottaient entre deux eaux, entraînées par le courant. Le limbe finement membraneux est ondulé et non plan; son contour est ovale, non cordé à la base : les premiers stades du développement semblent avoir été très affectés par les conditions exceptionnelles dans lesquelles la jeune feuille a crû; les oreillettes manquent et l'élargissement précoce du limbe est imparfait. Il faut signaler un échantillon de l'herbier D'ALLEIZETTE, conservé à Leiden, identique en tous points à cette récolde *de Wailly 5353* (feuilles visiblement battues par un fort courant, fleurs et fruits) et prétendument récolté près de Fort-Lamy (Tchad) : les deux échantillons sont si semblables, et la région de Fort-Lamy est si plate, qu'une telle récolte n'a pu être faite en eau calme, et il semble bien qu'il ne s'agisse que d'un même échantillon (voir plus loin, seconde partie de cet article).

— *Nervation et texture du limbe.* Les nervures principales, rayonnant autour du sommet du pétiole, présentent quelques rares bifurcations puis, ayant parcouru au moins la moitié du rayon du limbe, se résolvent en un réseau périphérique de nervilles (fig. 5, *A*); elles sont en général au nombre de 9; la médiane et les 2 nervures majeures de chaque côté constituent un ensemble de 5 nervures en patte d'oie qui pourrait représenter la trame architecturale du lobe foliaire principal; les deux dernières nervures de chaque côté, plus rapprochées entre elles que ne le sont les autres, correspondraient alors aux oreillettes. Que le limbe soit orbiculaire ou non, sa nervation suit toujours ce schéma.

Le limbe présente une dorsiventralité très marquée; la face supérieure, seule émergée, difficilement mouillable, est d'un vert plus ou moins sombre, parfois teinté de rougeâtre; la face inférieure, en contact avec l'élément liquide, est d'une couleur variant du vert très pâle au rouge violacé. Anatomiquement (**20**), l'épiderme supérieur, fortement cutinisé et très stomatifère, repose sur un parenchyme chlorophyllien palissadique; l'épiderme inférieur au contraire, sans cuticule ni stomates, passe à un mésophylle très lacuneux; cette structure fondamentale montre des variations quantitatives qui traduisent la consistance du limbe.

Nous distinguerons, macroscopiquement, trois types de limbes selon leur consistance : coriace et vernissé chez certaines espèces, mince et papyracé chez d'autres, le limbe peut encore être épais et spongieux à sa face inférieure. A ces catégories, définies empiriquement, correspondent des variantes de la structure anatomique, et il est possible de définir de façon assez rigoureuse le caractère, taxonomiquement utilisable, de texture du limbe; bien entendu, des conditions écologiques exceptionnelles ou l'âge avancé d'une feuille peuvent modifier l'aspect d'un limbe et l'on ne devra



Pl. 6. — Coupes transversales de limbes foliaires chez **Nymphoides** : trois exemples illustrant les trois types de texture reconnus : A, **N. indica** (*J. & A. Raynal 9476*), limbe épais et coriace, parenchyme palissadique bien développé, lacunes peu importantes au-dessus du niveau de la vascularisation. **B, N. ezannoi** (*Peyre de Fabrègues 2232*), limbe spongieux, parenchyme palissadique réduit à une seule assise, lacunes extrêmement développées même au-dessus du niveau vasculaire. **C, N. elegans** (*Bosser 17880*), limbe mince et papyracé, parenchyme palissadique bien développé, pas de mésophylle au-dessus du niveau vasculaire, lacunes réduites. — *Ei*, épiderme inférieur; *Es*, épiderme supérieur; *F*, faisceau cribro-vasculaire; *La*, lacune aérifère; *Pp*, parenchyme palissadique; *St*, stomate.

observer que des feuilles normalement développées, adultes mais encore jeunes.

Le limbe mince et papyracé de *N. elegans* ou *N. milnei* par exemple se caractérise par un faible développement de l'aérenchyme; le parenchyme palissadique occupe tout le volume compris entre l'épiderme supérieur et le plan dans lequel se développe le réseau vasculaire : l'aérenchyme n'existe qu'au-dessous de ce plan. Les lacunes, restreintes, sont séparées par des travées comparativement importantes (fig. 6, *C*).

Le limbe coriace et vernissé d'un grand nombre d'espèces montre un parenchyme palissadique bien développé (à plusieurs couches cellulaires) et un aérenchyme également bien développé : le mésophylle lacuneux s'étend un peu au-dessus du plan du réseau vasculaire, mais les lacunes y sont petites; sous le plan de vascularisation, au contraire, se développent de vastes lacunes, séparées toutefois entre elles par d'épaisses travées parenchymateuses (fig. 6, *A*) (voir également *N. peltata*, **20**).

Le limbe dit ici « spongieux à la face inférieure », rencontré dans la seule espèce *N. ezannoi*, montre un extrême développement de l'aérenchyme, tandis que le parenchyme palissadique est réduit à une seule assise cellulaire. De nombreuses lacunes envahissent le mésophylle, au-dessus du plan de vascularisation; au-dessous, les lacunes deviennent vastes, et ne sont séparées que par des travées ténues épaisses le plus souvent d'un seul rang de cellules étirées (fig. 6, *B*).

L'épiderme inférieur présente encore un caractère intéressant; il comporte, ainsi que celui de toutes les parties immergées (en particulier tiges, pétioles, pédicelles, calices...), des îlots brun-violacé parfois surélevés en verrues, où les cellules épidermiques sont tannifères, chlorophylliennes, à parois droites et épaisses, caractères qui les distinguent nettement des cellules environnantes à parois ténues et sinueuses (**20**). Ces macules pourprées existent, plus ou moins abondantes et saillantes, chez tous les *Nymphoides* africano-malgaches, sans qu'elles puissent permettre de définir un critère de distinction taxonomique. Elles sont plus nombreuses chez les espèces à feuilles coriaces et, souvent verruqueuses, peuvent alors rendre le dessous du limbe rugueux; mais il semble qu'elles sont d'autant mieux développées que la plante croît dans un climat (ou des conditions locales) ensoleillé. Chez les espèces à feuilles fines, ces macules sont parfois très évidentes, et d'autres fois à peine discernables; ici encore, les conditions écologiques et saisonnières semblent directement liées à ces variations.

En résumé, l'appareil végétatif des *Nymphoides* africano-malgaches nous suggère quelques remarques d'ordre général :

— Les particularités de l'appareil végétatif sont directement liées au mode de vie aquatique de ces plantes.

— Les longues tiges flottantes de certaines espèces (par exemple *N. peltata* et quelques taxons asiatiques) présentent une architecture différente de celle des *Nymphoides* stolonifères africains; ces deux structures ont été analysées à la fin du siècle dernier (**11, 27**) mais déjà Grisebach

avait utilisé cette différence pour confirmer la distinction de deux sections à l'intérieur du genre (12).

— Les *Nymphoides* africains montrent que toutes les espèces ne sont pas susceptibles de produire des stolons flottants; les plantes non stolonifères sont constituées simplement de tiges qui rayonnent autour de la souche enracinée, tiges unifoliées terminées par une inflorescence et dont la croissance ne se poursuit pas au-delà. Ce développement tronqué s'observe chez des espèces annuelles (fig. 1, *A*) et vivaces (fig. 1, *B*); parmi ces dernières, il faut citer *N. bosseri* déjà caractérisé par son rhizome rampant, et *N. thunbergiana* qui ne produit de stolons qu'exceptionnellement, semble-t-il.

— Les espèces stolonifères sont capables de couvrir efficacement les surfaces d'eau libre à partir d'un petit nombre d'individus. Elles peuvent également accroître rapidement le nombre des pieds enracinés; chaque nœud comportant une feuille (et son bourgeon axillaire végétatif), une inflorescence et quelques racines adventives peuvent facilement acquérir une vie autonome s'il vient à être isolé de la souche-mère; par ailleurs, à la baisse des eaux, les nœuds peuvent s'enraciner dans la vase (fig. 1, *C*). Le caractère stolonifère s'accompagne d'un pouvoir de multiplication végétative intense que l'on n'observe nullement chez les espèces non stolonifères. Des clones peuvent se développer aboutissant à l'établissement de populations où la reproduction sexuée perd de son importance.

— Il semble que la croissance en largeur des limbes orbiculaires ne se produise pas de façon égale et régulière sur leur circonférence.

— Outre l'anatomie (16), certains caractères végétatifs tels que la présence d'appendices en forme de stipules confirment qu'il est préférable de distinguer les *Menyanthaceæ* des *Gentianaceæ*.

INFLORESCENCE.

Alors que les genres étaient encore confondus, la nature de l'inflorescence avait déjà permis à Saint-Hilaire (22) de distinguer un groupe qu'il nommait « *Villarsia à ombelles* », montrant ainsi combien l'inflorescence à elle seule caractérisait ces plantes.

Nous avons vu (fig. 1 et 3) l'aspect particulier de ces inflorescences contractées portées par des tiges flottantes ressemblant à de longs pétioles; chez tous les *Nymphoides* africano-malgaches, et surtout chez les espèces stolonifères, l'édification du système caulinaire flottant est indissociable du développement de l'appareil inflorescentiel puisqu'il n'est pas d'élément caulinaire flottant sans une inflorescence qui le termine. Nous avons vu en effet qu'on doit attribuer à chaque inflorescence une position terminale par rapport au rameau qui la porte (pl. 3, *A* et *B*); mais la structure de l'inflorescence elle-même est beaucoup moins évidente que sa position dans l'architecture de la plante.

Les fleurs, plus ou moins nombreuses, sont portées par des pédicelles tous égaux et insérés en un glomérule trop compact pour qu'aucune structure

caulinaire y soit discernable; de courtes bractées membraneuses accompagnent les pédicelles à leur base; une simple observation des éléments qui la constituent ne permet point de comprendre une telle inflorescence. L'ordre d'apparition des fleurs montre toutefois sa nature définie : la première fleur épanouie a une position centrale par rapport aux suivantes; ceci s'observe au début de la floraison d'un glomérule (pl. 3, *A*), et est démontré par les études ontogéniques d'inflorescences telles que celles de Wagner (27) ou Goebel (11). Mais l'ontogénie elle-même ne fournit guère d'éléments permettant d'interpréter l'édification de l'inflorescence; il est en effet délicat de faire le départ entre glomérules résultant de la contraction d'un racème à floraison basipète, ou d'une cyme; si les auteurs ont souvent attribué une nature cymeuse à l'inflorescence des *Nymphoides*, il semble que ceci demande encore à être confirmé.

Le nombre de fleurs par inflorescence varie très largement selon les espèces, et également selon la vigueur des individus; chez *Nymphoides ezannoi* par exemple, le nombre de fleurs varie de 4 à une quarantaine, la moyenne se situant vers 18, et les échantillons ayant moins de 10 fleurs par inflorescence représentant à peine 10 % du total. Au contraire, les inflorescences de *N. guineensis* comprennent de 1 à 7 fleurs, la moyenne se situant vers 4. On doit en conclure que si la richesse des inflorescences peut varier dans une large mesure en fonction des conditions trophiques et saisonnières de croissance des plantes, elle peut toutefois fournir un critère de distinction spécifique non négligeable, à condition de faire porter les observations sur un nombre suffisant d'individus normalement développés et dont on aura soigneusement écarté les spécimens notoirement appauvris.

Pour que ce caractère soit pratiquement utilisable, on doit se borner à y reconnaître deux grandes classes, sans chercher à caractériser numériquement chaque espèce, ce qui s'accompagnerait d'une large zone de confusion au niveau des valeurs marginales de chaque taxon. C'est pourquoi nous nous bornerons à reconnaître des espèces à inflorescences pauciflores (ayant moins de 10 fleurs par glomérule, même chez les individus très bien développés), ou multiflores (n'ayant qu'exceptionnellement moins de 10 fleurs par glomérule, ceci chez des individus de toute évidence appauvris).

Les bractées finement membraneuses qui accompagnent les pédicelles floraux sont généralement courtes et obtuses; cependant, chez *N. bosseri*, elles sont triangulaires-aiguës et atteignent 1 cm de long; les bractées des fleurs situées à la périphérie de l'inflorescence sont toujours les mieux développées, elles doivent seules être observées. Il faut noter qu'il semble y avoir une corrélation entre les tailles des bractées et des oreillettes stipulaires : elles sont longues et aiguës chez *N. bosseri*.

La longueur des pédicelles floraux varie d'une espèce à l'autre; bien sûr, les individus appauvris ou particulièrement luxuriants montrent des pédicelles plus courts ou plus longs que la moyenne, mais si l'on prend soin d'écarter les échantillons extrêmes, on trouve là encore un caractère taxonomiquement utile. Plusieurs espèces (*N. ezannoi*, *rautaneni*, *tenuissima*, *bosseri*...) ont des pédicelles longs de moins de 20 mm, n'atteignant 25 mm

qu'exceptionnellement. D'autres espèces (*N. indica, forbesiana, thunbergiana*) ont au contraire des pédicelles dépassant très généralement 40 mm, et souvent beaucoup plus longs. Enfin, quelques espèces (*N. brevipedicellata, elegans, humilis*) se placent entre ces deux classes sans toutefois s'y confondre : les pédicelles de *N. brevipedicellata* par exemple varient en longueur de 15 à 60 mm, mais la moyenne se situe vers 30 mm, et près de 90 % des échantillons présentent des pédicelles compris entre 20 et 40 mm. Ainsi nous parvenons à grouper les *Nymphoides* africano-malgaches en trois catégories selon la longueur des pédicelles : espèces à pédicelles longs de moins de 20 (-25) mm, compris entre 20 et 40 mm, et dépassant 40 mm.

En résumé, l'inflorescence des *Nymphoides* africano-malgaches appelle les remarques suivantes :

— chez toutes les espèces étudiées, le développement de l'appareil caulinaire flottant n'est que le résultat du développement d'inflorescences successives (ce qui n'est pas le cas chez les espèces du type architectural de *N. peltata*),

— la nature — cyme ou racème défini contractés — de l'inflorescence semble homogène dans tout le genre, mais de nouvelles études seraient nécessaires pour justifier un choix entre ces deux hypothèses,

— taxonomiquement, on peut utiliser des caractères quantitatifs fournis par l'inflorescence (nombre de fleurs, longueur des pédicelles) à la condition de ne baser les observations que sur des échantillons normalement développés ou sur des moyennes de population établies en saison favorable.

FLEUR.

La fleur des *Nymphoides*, dressée hors de l'eau, épanouit une corolle délicatement ornée de poils ou de crêtes fragiles, abritant des glandes plus ou moins développées ou complexes, et toute suintante d'un abondant nectar sucré; elle exhale un parfum léger et frais, plus sucré, plus doux, moins acidulé que celui dégagé par la plante entière lorsqu'on la sort de l'eau. Fugace, elle s'ouvre tôt le matin et se fane dès les heures chaudes de la journée ; la corolle s'effondre alors en un magma gluant et poisseux.

Typiquement pentamère, la fleur présente cependant parfois des phénomènes de pléiomérie; mais si les fleurs 6-, 7-, 8-mères ou plus sont fréquentes chez certaines populations asiatiques, il faut remarquer que les fleurs non pentamères sont rarissimes en Afrique.

Une hétérostylie très marquée se rencontre chez de nombreuses espèces, mais ce n'est pas un caractère général.

Calice.

Très homogène dans le genre, il est constitué de 5 sépales linéaires-lancéolés, arrondis au sommet, pratiquement libres entre eux; vert clair

plus ou moins lavé de pourpre, il porte des macules épidermiques tannifères. Le calice présente, dans le jeune bouton, une préfloraison contortée qui devient rapidement indistincte lorsque l'accroissement de la corolle gonfle le bouton.

A l'anthèse, les sépales demeurent dressés, appliqués au tube de la corolle, sauf dans quelques cas (*N. indica*) où ils s'étalent en une roue à la base de la corolle; dès après l'anthèse, ils se redressent et, chez toutes les espèces étudiées, s'appliquent au jeune fruit.

COROLLE.

— *Couleur.*

Toujours brillamment colorée, la corolle peut être, selon les espèces, blanc pur (*N. ezannoi*), blanche à œil jaune (*N. indica, brevipedicellata, bosseri*...), jaune clair uni (*N. thunbergiana*) ou jaune d'or (*N. forbesiana, guineensis*).

La couleur des fleurs est évidemment un caractère que l'on ne peut étudier que sur plantes vivantes : invisible en herbier, il est très rarement noté avec précision par les collecteurs; la suspicion habituelle, souvent justifiée, que portent les taxonomistes à la coloration des corolles, venant s'ajouter à l'insuffisance des collections, a tout naturellement conduit certains auteurs modernes à considérer la couleur des fleurs comme un caractère fluctuant : ainsi MARAIS & VERDOORN (**17**) laissent-ils entendre que la fleur peut varier graduellement du blanc au jaune par un stade intermédiaire bicolore.

Cependant, toutes les observations faites dans la nature par nous-même ou par des collègues s'accordent sur la constance de la couleur de la corolle à l'intérieur d'un taxon. J'ai moi-même vu *N. forbesiana* fleurir d'un même jaune d'or intense et uni au Cameroun et en Côte d'Ivoire, *N. indica* porter les mêmes fleurs blanc pur à centre jaune vif au Cameroun, au Mali et au Sénégal; cette corolle se retrouve identique dans les populations d'Amérique ou du Pacifique SW. *N. brevipedicellata*, que j'ai pu observer en bien des points, du nord au sud du Cameroun, montre des fleurs toujours exactement colorées comme celles de *N. indica*, mais de nombreuses différences de forme et de taille arrêtent là la ressemblance. Si un type de coloration de la corolle peut être commun à plusieurs espèces, il semble bien qu'aucune variation intraspécifique n'ait jamais été réellement observée.

— *Morphologie.*

La corolle comprend un tube évasé en cloche terminé par 5 lobes égaux étalés en roue à l'anthèse; si elle porte de nombreux appendices sur sa face interne, sa face externe est toujours glabre. La taille de la corolle varie beaucoup d'une espèce à l'autre, mais il est pratiquement très délicat d'apprécier la longueur d'un organe aussi fragile : les rétractions sont importantes lors de la dessiccation de ces tissus ténus, et les erreurs sont

aisées; cependant, en ne se basant que sur des spécimens frais, préservés dans l'alcool ou encore exceptionnellement bien desséchés, il est possible d'évaluer cette longueur. La mesure portant sur la longueur du tube et d'un lobe, dans le prolongement l'un de l'autre, donne des valeurs comparables même si elle est faite sur du matériel conservé de diverses manières; c'est pourquoi nous avons tenu à exprimer par cette longueur la taille de la corolle, en négligeant volontairement le diamètre de la corolle à l'anthèse, donnée qui cependant parle immédiatement à l'esprit et s'estime aisément au vue d'une plante vivante, mais qu'il est trop souvent impossible d'évaluer sur matériel conservé.

On peut alors distinguer des espèces à grandes fleurs, excédant 15 mm de long (*N. indica, thunbergiana, bosseri*), d'autres à fleurs petites, n'atteignant pas 10 mm (*N. ezannoi, guineensis*...) et d'autres enfin à fleurs moyennes, comprises entre ces deux valeurs (*N. brevipedicellata, forbesiana*...). Il faut noter que si la taille des fleurs varie en fonction des conditions écologiques et saisonnières, l'amplitude de cette variation n'est pas comparable à celle que nous avons mise en évidence pour la longueur des pétioles ou des pédicelles floraux par exemple : comme on le remarque habituellement, la grandeur des organes floraux dépend moins des conditions de vie que celles des parties végétatives.

Les pétales sont réunis en un tube plus ou moins long; il est particulièrement court chez *N. bosseri, rautaneni, tenuissima*, où il n'atteint pas le tiers de la longueur totale de la corolle.

Le tube corollin porte l'androcée sur sa face interne; les filets des 5 étamines sont adnés sur une grande partie de sa hauteur; les « glandes interstaminales », plus ou moins développées et différenciées selon les espèces, alternent avec les étamines ; elles sont insérées sur les nervures médianes pétalaires. En dehors de ces deux cycles d'organes, la paroi interne du tube ne porte ni poils ni ornements.

Les lobes de la corolle, lancéolés, portent des appendices fragiles qui leur donnent un aspect très particulier et peuvent, parfois, changer même leur contour. Chez certaines espèces (*N. indica, brevipedicellata*...) la face interne du lobe est entièrement couverte de poils villeux pluricellulaires, presque charnus lorsque turgescents, atteignant 2 mm de long, fragiles, s'effondrant à la fanaison en une colle sucrée; il est impossible de discerner une disposition particulière, un ordre d'implantation des éléments de cette toison. Chez d'autres espèces, comme *N. elegans*, le lobe porte des franges de villosités le long des marges et de la nervure médiane; il semble que chaque frange corresponde en fait à une membrane finement et profondément laciniée : la structure de ces corolles ne serait alors qu'une variante de la suivante. Enfin, chez *N. ezannoi*, ou *N. cristata* des Indes, les lobes sont ornés de trois fines membranes longitudinales : deux, placées sur les marges, viennent élargir chaque lobe vers son sommet tandis que la troisième, dressée le long de la nervure médiane, forme une crête ténue et ondulante (fig. 7); outre ces membranes, les lobes portent des touffes de poils à leur base. Il faut encore citer un type d'ornementation pétalaire, plus simple que les précédents, et absent du groupe africano-

malgache, que l'on rencontre par exemple chez *N. peltata* ou *N. parvifolia* : chaque lobe ne porte que des ailes marginales, sans aucune ornementation le long de la nervure médiane; hors quelques petits poils vers sa base, le lobe est lisse à sa face supérieure.

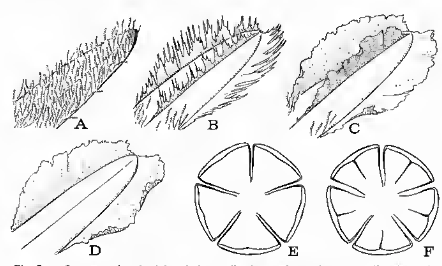


Fig. 7. — Ornementation des lobes de la corolle chez quelques **Nymphoides** (face interne) : A, lobe villeux (N. **indica** par exemple); B, lobe fimbrié (N. **elegans** par exemple), dans certains cas (N. **forbesiana** par exemple) les villosités, limitées ici à la base du lobe, peuvent être beaucoup plus étendues; C, lobe cristé (N. **ezannoi** par exemple); D, lobe marginé (N. **peltata** par exemple). — Coupes schématiques du sommet de boutons floraux montrant la disposition des appendices pétalaires (marges et crêtes) : E, N. **peltata**; F, N. **ezannoi**, une espèce à lobes fimbriés non villeux donnerait une image semblable.

L'ornementation des pétales, parfaitement stable dans chaque taxon, donne d'excellents critères de distinction; malheureusement, la texture de ces organes rend presque impossible leur observation en herbier; tout au plus peut-on reconnaître avec certitude les fleurs à pétales cristés de celles à pétales poilus-villeux; sur les fleurs séchées, l'ordre d'insertion des poils collants, écrasés et brisés, ne peut plus se déceler, et il apparaît impossible de distinguer pétales fimbriés (ornés de 3 lignes de poils) ou entièrement villeux. C'est là une perte d'information regrettable, d'autant plus que plusieurs espèces étudiées ici ne nous sont connues que par du matériel sec.

Androcée.

Nous réunissons ici les deux cycles d'organes portés par le tube de la corolle, soit les étamines et les glandes interstaminales.

— *Étamines.*

Le filet staminal, adné au tube de la corolle sur une longueur assez importante, y apparaît comme un bourrelet plus ou moins saillant; chez

N. brevipedicellata, son individualité par rapport à la corolle est très marquée; il forme un net contrefort au tube. Il semble que la coloration du filet ne soit pas différente de celle du tube.

Dans sa partie supérieure, libre, de la corolle, le filet s'atténue progressivement et, à l'anthèse, tend à prendre une double inflexion.

L'anthère, introrse, dorsifixe, déhiscente par des fentes latérales, jaune ou violacée, contient un pollen jaune.

Chez les espèces à fleurs hétérostylées, les étamines sont susceptibles de se présenter sous deux aspects : les fleurs à style court portent des étamines à long filet et anthère grande, celles à style long ont des filets courts et des anthères nettement plus petites; seule la longueur de la partie libre des filets varie, la partie adnée au tube corollin étant sensiblement la même dans les deux types de fleurs.

La morphologie des étamines est assez homogène dans le genre, cependant la longueur des anthères permet, chez les *Nymphoides* africano-malgaches, la distinction de groupes d'espèces; les variations dues à l'hétérostylie obligent à préciser les conditions d'observation : la mesure des anthères ne porte que sur les plus grandes, c'est-à-dire celles des fleurs brévistylées (si les fleurs sont homéostylées, toutes les anthères sont équivalentes). Selon ce caractère, on peut classer les espèces en trois groupes : à anthères courtes (< 1 mm), moyennes (1-1,8 mm) et longues (> 1,8 mm).

— *Staminodes glanduleux.*

Les glandes interstaminales sont insérées, lorsqu'elles existent, à environ mi-hauteur du tube corollin, en position épipétale; leur présence, leur forme, leur taille, semblent extrêmement stables à l'intérieur de chaque espèce : elles fournissent donc des caractères taxonomiques de premier ordre, malheureusement difficiles à observer en herbier.

Ces organes ont été occasionnellement signalés par les auteurs sans que l'on ait jamais tenté d'en faire une observation systématique : entrevus chez quelques espèces où ils sont remarquables, leur absence ou faible développement chez d'autres taxons sont passé inaperçus jusqu'ici; c'est pourquoi les caractères génériques comprennent depuis longtemps, et sans aucune nuance, la mention de glandes ou touffes de poils, pédicellées et peltées, épipétales.

Le tube corollin apparaît dépourvu de toute structure glanduleuse chez *N. ezannoi* : non seulement il ne porte aucun organe différencié, mais son épiderme paraît uniforme et non spécialisé, même sur la nervure médiane pétalaire; c'est la seule espèce africano-malgache dans ce cas. *N. tenuissima* montre des glandes réduites à des zones courtement papilleuses allongées sur les nervures pétalaires; la différenciation, très réduite, n'affecte ici que l'épiderme du tube. Les autres espèces étudiées montrent des organes glanduleux individualisés. Chez *N. guineensis* ces staminodes, n'excédant pas 0,2 mm de diamètre, ne sont que des touffes de poils courts, épais, transparents, rayonnants autour d'un point ; plus développés chez *N. milnei* et *N. bosseri*, ils se présentent comme des massifs charnus-papilleux, sessiles.

Chez les autres espèces enfin, un pédicelle épais inséré sur la nervure pétalaire porte un bouquet de poils villeux, pluricellulaires, ondulés divergents; ces structures complexes atteignent un grand développement chez certaines de ces espèces (*N. forbesiana*, *N. elegans* par exemple) : les villosités y dépassent 0,9 mm de long et forment des touffes d'un diamètre de 2 mm au moins.

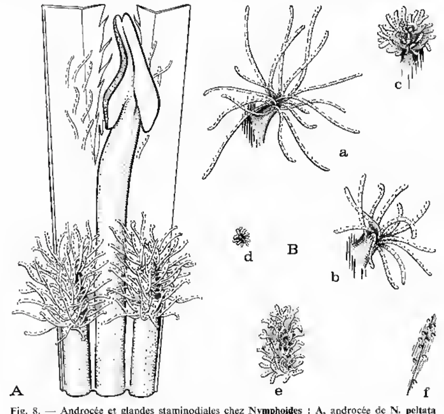


Fig. 8. — Androcée et glandes staminodiales chez **Nymphoides** : A, androcée de **N. peltata** (obs. *in vivo*) : une étamine et deux staminodes à la face interne du tube corollin × 10. B, divers types de staminodes observés en Afrique et à Madagascar : a, **N. forbesiana** (obs. *in vivo*); b, **N. indica** (*J. & A. Raynal 9476*); c, **N. brevipedicellata** (*J. & A. Raynal 10513*); d, **N. guineensis** (*Jacques-Félix 1497*); e, **N. milnei** (*Milne-Redhead 4317*); f, **N. tenuissima** (*de Witte 6322*). Échelle × 30.

On constate donc chez les seules espèces africano-malgaches un gradient de développement des glandes interstaminales, qui sont nulles (*N. ezannoi*), ou à peine différenciées mais non organisées (*N. tenuissima*), ou organisées mais réduites (*N. guineensis*), ou bien plus développées et pédicellées (*N. indica*), jusqu'à former des touffes stipitées de longues villosités (*N. forbesiana*). Enfin, si l'on regarde la fleur de *N. peltata*, on

remarque que les 5 grosses glandes interstaminales stipitées s'insèrent sur la corolle au sommet de bourrelets longitudinaux semblables à ceux formés par la partie adnée à la corolle des filets staminaux : c'est donc 10 bourrelets que porte la face interne du tube corollin; cette observation permet de concevoir ces glandes comme des organes équivalents aux étamines et, comme elles, adnés à la corolle au-dessus de leur insertion sur le réceptacle floral.

La présence de pièces très différenciées alternant avec les étamines, dans de nombreuses espèces de *Nymphoides*, suscite quelques réflexions d'ordre général. Déjà SAINT-HILAIRE (**22**, p. 416) avait senti l'intérêt théorique de ces organes, sans expliciter sa pensée, lorsqu'il écrivit « j'engage les botanistes qui s'occupent de la position respective des parties de la fleur, à faire quelque attention à celle des divisions de la corolle, des étamines, des écailles et des nectaires... ». En effet, de par leur position et le haut degré de différenciation qu'elles peuvent présenter, l'assimilation des glandes interstaminales à des staminodes est une hypothèse satisfaisante; cela implique que l'androcée des *Nymphoides* peut comporter deux cycles successifs, l'un fertile (sauf dans les fleurs ♀ des espèces à sexes séparés comme *N. macrosperma* Vasud. par exemple), l'autre staminodial; ainsi conçu, le schéma architectural de la fleur s'écarte notablement de celui des *Gentianales*. Une telle interprétation assigne à ce groupe une position marginale par rapport à l'ordre où l'on classe les *Menyanthaceæ*; par certains caractères considérés comme peut-être moins évolués, les *Nymphoides* se placent parmi les taxons-clefs dont l'étude permettra peut-être de concevoir une meilleure classification phylogénique des Tubiflores.

GYNÉCÉE.

Le pistil plus ou moins ovoïde, atténué en un style unique, est le plus souvent entouré d'un cycle de 5 glandes hypogynes.

— *Glandes hypogynes.*

Absentes chez *N. ezannoi* et *N. tenuissima*, elles se présentent, chez toutes les autres espèces africano-malgaches, comme de petites perles plus larges que hautes, étroitement appliquées à la base de l'ovaire, et de couleur vert pâle ou jaunâtre. Sauf chez *N. guineensis* et *bosseri*, chacun de ces corpuscules porte un rang de cils à son sommet.

Ces petits organes peuvent être considérés comme des glandes discales; le disque hypogyne, plus ou moins développé, serait alors totalement absent chez deux espèces africaines.

— *Pistil.*

Classiquement considéré comme bicarpellé, le pistil peut présenter un nombre plus élevé de carpelles lorsque la fleur est pléiomère; exceptionnel en Afrique, ce phénomène de pléiomérie se rencontre fréquemment dans des populations indo-pacifiques. Cependant, un fait curieux doit être mis

en évidence; chez *N. brevipedicellata*, le nombre de carpelles varie de 2 à 5, bien que toutes les fleurs soient régulièrement pentamères (fig. 9); les fleurs 3-carpellées sont les plus nombreuses; cette variation s'observe à l'intérieur d'une même inflorescence, et se retrouve dans tous les échantillons de l'espèce, quelle que soit leur origine géographique (l'espèce n'existe pas hors d'Afrique). Un tel phénomène, jusqu'ici passé inaperçu, peut avoir une signification évolutive du plus haut intérêt, d'autant plus que *N. brevipedicellata* n'est pas la seule espèce du genre à le présenter : il a été décrit, sans autre commentaire, chez *N. crenata* (F. Muell.) Kuntze [1].

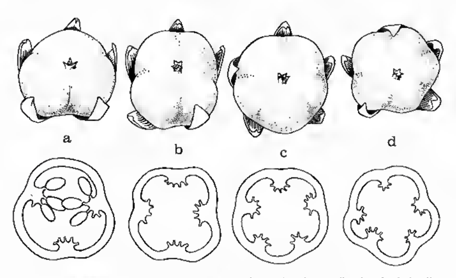


Fig. 9. — **Nymphoides brevipedicellata** : variation du nombre de carpelles dans les fruits d'un même individu dont les fleurs sont cependant strictement pentamères; fruits vus du dessus, et leur coupe transversale : **a**, tricarpellé; **b**, tétracarpellé; **c**, pentacarpellé régulier; **d**, pentacarpellé à carpelles inégaux (obs. *in vivo*, *J. & A. Raynal 12713*). Échelle × 3.

L'ovaire, multiovulé (rarement pauciovulé, chez *N. guineensis* par exemple), à carpelles ouverts et placentation pariétale, a une coloration vert pâle ou pourprée selon les espèces, mais ceci n'est observable que sur le vif.

Un autre caractère que l'étude de la plante vivante a seule pu nous révéler est la nature glanduleuse de l'épiderme ovarien : à l'anthèse, l'ovaire porte des gouttelettes de nectar sucré, incolore, assez visqueux; si l'on ôte l'une de ces gouttelettes, elle est remplacée rapidement par une autre, sécrétée au même endroit, bien qu'aucune structure glanduleuse n'y soit morphologiquement décelable.

La longueur du style est évidemment très variable chez les espèces hétérostylées; elle n'est jamais grande chez les espèces homéostylées.

1. *in* H. I. Aston, Aquatic Plants of Australia (1973).

D'une manière générale, les fleurs longistylées ont des stigmates un peu plus amples que ceux des fleurs brévistylées de la même espèce. Les stigmates, individualisés, sont en même nombre que les carpelles. Les deux stigmates de *N. ezannoi* forment chacun une demi-sphère courtement papilleuse; ils sont le plus souvent en crêtes ou en lèvres; crêtes papilleuses ondulées (*N. indica*, *brevipedicellata*...), ou fines membranes laciniées étalées à l'anthèse (*N. forbesiana*, *milnei*...). Ce sont là des caractères taxonomiquement utiles.

QUELQUES REMARQUES synthétiques sur la fleur des *Nymphoides* africano-malgaches :

— La fleur de *Nymphoides*, complexe, permet la mise en évidence de nombreux caractères taxonomiques intéressants, dont certains ne sont malheureusement pas observables en herbier.

— L'interprétation staminodiale des glandes interstaminales a pour corollaire la diplostémonie de l'androcée, ce qui confère au genre *Nymphoides* une position privilégiée dans la conception de l'édifice évolutif du groupe de familles affines des *Menyanthaceæ*. Les espèces étudiées ici montrent tous les stades de développement de ces glandes, depuis une taille appréciable et une organisation poussée, jusqu'à une totale absence.

— La variabilité normale du nombre de carpelles (de 2 à 5, en l'absence de pléiomérie et de monstruosité) chez *N. brevipedicellata* et d'autres *Nymphoides* non africains, peut éclairer d'un jour nouveau l'origine de l'ovaire bicarpellé de cette partie des Tubiflores.

— L'ovaire, dont l'épiderme est sécréteur, surmonte un cycle de glandes discales qui peuvent manquer dans certaines espèces.

— La glandularisation importante, affectant divers organes floraux, est à mettre en relation avec une biologie très différenciée; cette glandularisation n'est pas également marquée dans toutes les espèces.

FRUIT ET GRAINES.

CAPSULE.

Dès après l'anthèse les pédicelles perdent rapidement l'inflexion qui amenait les fleurs à s'épanouir au-dessus de l'eau : aussitôt fanées, les fleurs se trouvent immergées, et la maturation des fruits se fait sous l'eau. Malgré son écologie aquatique, le fruit est une vraie capsule, comparable au fruit aérien de *Menyanthes*, le plus proche parent des *Nymphoides*; mais, à maturité, la déhiscence de ces capsules immergées est fort différente de celle du fruit sec de *Menyanthes :* la gélification et le gonflement des tissus internes de la paroi du fruit semblent provoquer son éclatement. A. ARBER (**2**, p. 240) a décrit en détail l'ouverture spontanée du fruit de *N. peltata* et l'a, à juste titre, comparée à celle du fruit de *Nuphar :* la paroi se déchire irrégulièrement vers la base de la capsule, et des lambeaux de paroi se redressent et se tordent vers la base du style. Mais si j'ai pu voir facilement en automne cette déhiscence fruste chez notre espèce européenne,

elle est différente de celle que j'ai observée chez *N. brevipedicellata* par exemple : les capsules mûres s'ouvrent au sommet en valves irrégulières qui s'excurvent (fig. 10); c'est là une déhiscence à proprement parler, et non une déchirure anarchique, apparemment plus organisée que celle de *N. peltata*. Il serait intéressant d'étendre systématiquement l'observation du type de déhiscence à toutes les espèces, mais c'est là un caractère impossible à étudier en herbier.

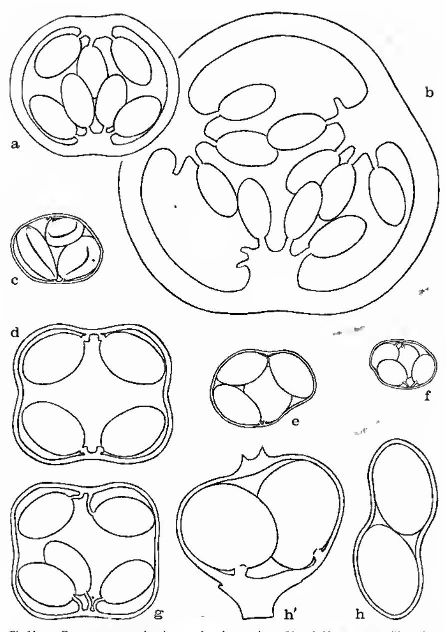


Fig. 10. — Capsule déhiscente de **Nymphoides brevipedicellata**, s'ouvrant en valves irrégulières par gélification de la paroi (obs. *in vivo*, *J. & A. Raynal 12713*). Échelle × 5.

Les graines sont libérées dans l'eau.

Les dimensions de la capsule sont diverses d'une espèce à l'autre, mais les variations en fonction de la vigueur de la plante, importantes, masquent en partie la différenciation d'ordre taxonomique. La forme générale du fruit (rapport de la largeur à la longueur) apparaît relativement beaucoup plus stable; les espèces peuvent se classer selon que leur capsule est moins haute que large (*N. guineensis*), subisodiamétrique (*N. brevipedicellata, ezannoi, rautaneni*), ovoïde (de nombreuses espèces, dont *N. indica, forbesiana*, etc...) ou encore très allongée (*N. elegans, bosseri, tenuissima*). Les sépales persistent autour du fruit, et leur longueur, comparée à celle de la capsule même, donne une indication taxonomique précise.

La paroi capsulaire porte normalement 2 sutures carpellaires (2 à 5 chez *N. brevipedicellata*) où s'étirent les placentas; le développement des placentas varie largement d'une espèce à l'autre, mais demeure stable à l'intérieur d'un même taxon. On observe ainsi des placentas épais, charnus, saillants à l'intérieur de la capsule chez *N. indica* et *N. brevipedicellata*, tandis qu'ils sont très peu développés chez les autres espèces étudiées, où ils ne forment aucun bourrelet et ne sont guère décelables que par l'insertion des graines (fig. 11).



Pl. 11. — Coupes transversales de capsules chez quelques **Nymphoides** montrant l'insertion des graines : a, N. **indica** (*J. & A. Raynal 9476*); b, N. **brevipedicellata** (*J. & A. Raynal 12713*); c, N. **tenuissima** (*Richards 9175*); d, N. **rautaneni** (*Azancot de Menezes 740*); e, N. **humilis** (*de Wailly 5353*); f, N. **elegans** (*Perrier de la B. 17977*); g, N. **ezannoi** (*Peyre de Fabrègues 2232*); h, N. **guineensis** (*Jacques-Félix 1497*), coupe transversale du fruit et h', coupe longitudinale montrant la position basale des placentas. Échelle × 10.

Les placentas portent les graines par l'intermédiaire de funicules plus ou moins allongés; ce caractère, d'usage peu habituel, s'est révélé très stable à l'intérieur de chaque taxon. Le funicule dépasse 1/5 de la longueur de la graine chez certaines espèces, parmi lesquelles *N. brevipedicellata*, *elegans*, *ezannoi* (fig. 11, *b*, *f*, et *g*); il est beaucoup plus court et parfois même subnul chez les autres.

De longue date (4) les auteurs ont tenté d'utiliser le nombre de graines dans la capsule pour distinguer les taxons africains, mais ils donnaient alors à ce caractère une signification trop stricte, distinguant des classes de valeurs beaucoup trop étroites et précises. En effet, l'abondance des graines varie largement en fonction de la vigueur de la plante, et, phénomène d'observation courante chez les plantes à fleurs, les individus appauvris produisent des fruits qui atteignent la maturité mais ne renferment qu'un nombre très faible de semences. Cependant, un tel caractère peut donner des critères distinctifs, à condition d'être utilisé avec beaucoup de prudence; il convient de limiter l'observation aux échantillons bien développés, et d'écarter soigneusement les individus croissant en conditions écologiques marginales, qu'elles soient hydriques, édaphiques, ou saisonnières. Il faut d'autre part se limiter à ne distinguer que des classes larges, même si l'on a la quasi-certitude que chacune d'elles pourrait être subdivisée : dans l'impossibilité où l'on se trouve de faire une étude statistique valable aussi bien sur l'ensemble des échantillons que sur un nombre suffisant de populations, toute multiplication des classes de valeurs s'accompagnerait d'un risque accru d'erreur.

Trois espèces africano-malgaches (*N. indica*, *brevipedicellata* et *bosseri*) ont normalement des graines très nombreuses, chaque capsule pouvant contenir jusqu'à près d'une centaine de semences (au moins chez *N. indica* et *N. brevipedicellata*, le maximum observé chez *N. bosseri* approchant la cinquantaine); hors ces chiffres maximaux, ces espèces ont normalement plus de 30 graines par capsule : les fruits contenant entre 25 et 30 graines sont très rares, et moins de 25 graines, exceptionnels.

Une mention spéciale doit également être faite à propos de *N. guineensis*, dont la capsule ne semble jamais contenir plus de 2 graines : chaque placenta ne porte qu'une seule semence, insérée tout à fait à la base de fruit (pl. 11, *h'*). Ce faible nombre ne saurait laisser confondre un tel fruit avec une capsule exceptionnellement appauvrie : il s'accompagne de toute façon chez *N. guineensis* d'autres caractères (forme du fruit, insertion et taille des graines).

Entre ces deux groupes, se situent toutes les autres espèces africano-malgaches : leurs capsules contiennent normalement plus de 2 graines et moins d'une trentaine. C'est ici qu'apparaît l'imperfection de notre découpage en classes, mais hélas les conditions de ce travail et la rareté de certaines espèces s'opposent à l'améliorer; en effet, des espèces comme *N. rautaneni*, *tenuissima*, *elegans*, par exemple, semblent n'avoir que 5 à 13 graines par capsule, tandis que d'autres (*N. ezannoi*) en ont nettement plus; mais si les récoltes de *N. ezannoi*, assez nombreuses, permettent de dire que chez cette espèce il y a en moyenne une vingtaine de graines par fruit et que les chiffres extrêmes observés (7 et 34) sont très exceptionnels, le petit nombre

de représentants des autres taxons s'oppose à une utilisation taxonomique de données quantitatives plus précises.

Graines.

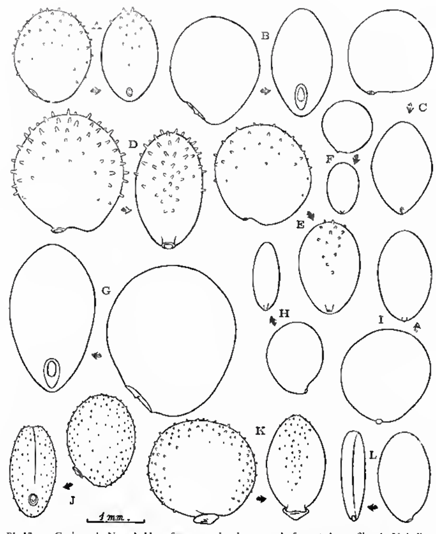
Les semences, l'un des rares organes de conservation et d'observation aisées dans les herbiers, ont fourni, nous l'avons déjà dit, des caractères largement utilisés par les auteurs pour distinguer des espèces; malheureusement, les caractères retenus alors se révèlent éminemment variables, soit d'un individu à l'autre, soit en fonction de l'état de maturité. Cependant, l'étude critique de ces éléments nous a montré la valeur d'autres caractères, jusqu'à présent passés inaperçus.

Les graines (ainsi que les capsules) semblent atteindre rapidement leur taille définitive, alors même que leur maturation est loin d'être terminée; d'autre part, les graines fertiles, remplies d'un albumen contenant un embryon bien formé, sont très rares chez la plupart des espèces, et il semble qu'en certains cas au moins les graines vides, stériles et abondantes, n'atteignent jamais l'aspect ultime (la coloration surtout) des graines fertiles mûres. Ainsi, les graines de *N. tenuissima*, abondamment fertiles, demeurent-elles longtemps blanches avant de virer rapidement au noir de jais à maturité complète, très peu avant leur libération; chez *N. brevipedicellata*, à graines le plus souvent stériles, les semences jaunâtres sont parfois plus ou moins marbrées de bistre en fin de maturation et n'atteignent une teinte brune que très exceptionnellement. Ces remarques conduisent à écarter le caractère de coloration des graines tel qu'il a été utilisé à des fins taxonomiques par N. E. Brown (4); s'il est probable que des différences existent dans la coloration ultime, rarement atteinte, des graines des diverses espèces, ce fait ne pourrait être mis en évidence que par l'étude d'un nombre important de populations de chaque espèce : en l'état actuel des possibilités, il est préférable d'abandonner cet éventuel critère.

— *Verrucosité.*

Un élément qui paraît évident dès l'observation superficielle, et fut utilisé depuis le siècle dernier pour distinguer les taxons, est l'ornementation superficielle des graines : le test est soit lisse soit hérissé de verrues, parfois même d'échinules, de spinules plus ou moins abondantes et développées. La nature de ces protubérances est nettement épidermique; chacune d'elles est formée par l'allongement digitiforme, perpendiculaire à la surface de la graine, d'une ou de quelques cellules épidermiques accolées (fig. 13).

Malheureusement, toute corrélation entre l'ornementation de la graine et un autre caractère est apparue impossible; l'observation de populations dans la nature, ainsi que l'avaient déjà noté Marais & Verdoorn (17), montre un gradient complet, à l'intérieur d'une population spécifiquement homogène, depuis la graine lisse jusqu'à la graine hérissée, les états intermédiaires voyant la graine ne s'orner que de faibles verrues, peu nombreuses, distribuées surtout sur sa carène et non sur toute sa surface.



Pl. 12. — Graines de Nymphoides africano-malgaches, vues de face et de profil : A, N. **indica** (*J. & A. Raynal 9476*); B, N. **brevipedicellata** (*J. & A. Raynal 12793*); C, N. **thunbergiana** (*Junod 433*); D, N. **forbesiana** (*César & Menaut 165*); E, N. **humilis** (*de Wailly 5353*); F, N. **elegans** (*Perrier de la B. 17977*); G, N. **guineensis** (*Jacques-Félix 1497*); H, N. **bosseri** (*Bosser 12838*); I, N. **milnei** (*Milne-Redhead 4317*); J, N. **ezannoi** (*Peyre de Fabrègues 2232*); K, N. **rautaneni** (*Azancot de Menezes 740*); L, N. **tenuissima** (*de Witte 6322*) Échelle × 15.

Cette variation spectaculaire, si elle se rencontre au sein d'un même peuplement, n'affecte pas l'individu; les graines produites par une même plante ont toutes le même type d'ornementation; l'existence de peuplements entiers formés, par multiplication végétative, d'un seul individu,

a pu contribuer à abuser les auteurs antérieurs. Bien que la variation de l'ornementation du test soit manifestement sous la dépendance d'un facteur génétique, elle est taxonomiquement inutilisable (au moins au niveau spécifique où se limite cette étude).

Ce phénomène de verrucosité fluctuante ne se rencontre pas chez toutes les espèces étudiées ici, mais il affecte, à des degrés divers, toutes celles à test orné. Si *N. ezannoi* a généralement des graines fortement verruqueuses, voire échinulées, quelques rares spécimens montrent des graines peu ornées ou même entièrement lisses : aucune espèce africano-malgache ne produit constamment de graines verruqueuses; la variation est largement étalée chez *N. indica, brevipedicellata, forbesiana, rautaneni, humilis.* Par contre, il semble que certaines espèces (*N. tenuissima, guineensis, bosseri* par exemple) portent toujours des graines lisses; c'est là une nuance qui pourrait peut-être donner un critère de distinction (par redéfinition du critère classique inapplicable) si toutes les espèces étaient connues par un nombre suffisant d'échantillons.

— *Forme et dimensions.*

La taille et la forme des graines sont des éléments relativement peu variables si l'on prend soin d'observer des semences ayant atteint leurs dimensions définitives.

Grossièrement lenticulaires, à contour subcirculaire ou légèrement ovale, les graines présentent en général des faces bombées et une carène plus ou moins arrondie lorsque la maturité est atteinte (la carène est plus aiguë avant ce stade). Cependant, chez *N. tenuissima*, la graine est comprimée (son épaisseur n'atteint pas le quart de sa longueur), à faces subplanes, et carène tronquée; son contour, ovale allongé, s'écarte de celui des graines des autres espèces : sa largeur est inférieure aux 2/3 de sa longueur (fig. 12).

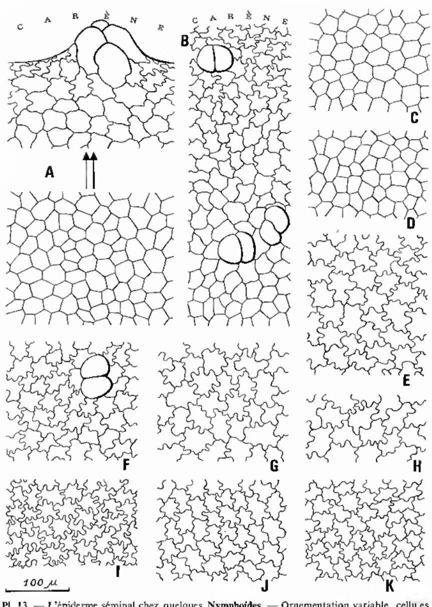
Le plus grand diamètre de la graine dépasse 2,5 mm chez *N. guineensis*, tandis qu'il n'atteint pas 1,3 mm chez *N. elegans* et *N. bosseri*; toutes les autres espèces étudiées se situent entre ces valeurs et il est difficile de les distinguer selon ce critère, même lorsque les moyennes diffèrent sensiblement, le recouvrement des valeurs extrêmes étant important.

Chez *N. ezannoi*, la carène s'orne d'un fin sillon qui donne à la graine vue de profil un contour émarginé (fig. 12).

— *Épiderme.*

L'épiderme séminal, observé systématiquement grâce à la méthode des répliques obtenues par moulage de la surface sur acétate de cellulose, permet de distinguer des types différents selon la forme des cellules épidermiques; un fait tout à fait parallèle a déjà été remarqué par H. Aston (3) chez les *Villarsia* australiens.

On remarque en effet que les cellules épidermiques peuvent avoir des parois radiales sinueuses, l'épiderme se présente alors comme un jeu de patience ou un puzzle. Chez d'autres espèces, les parois radiales sont



Pl. 13. — L'épiderme séminal chez quelques **Nymphoides.** — Ornementation variable, cellules polyédriques au centre des faces de la graine devenant graduellement sinueuses vers la carène; **A, N. forbesiana**, centre d'une face en bas, région de la carène en haut; une verrue vue en perspective près de la carène (*César & Menaut 165*); **B, N. rautaneni**, passage progressif d'un type de cellules à l'autre; quelques verrues vues en plan (*Evens 343*). — Épiderme séminal à cellules toutes polyédriques : **C, N. guineensis** (*Jacques-Félix 1497*); **D, N. elegans** (*Perrier de la B. 17977*). — Épiderme séminal à cellules toutes en jeu de patience : **E, N. brevipedicellata** (*J. & A. Raynal 12793*); F, N, **indica** (*Leeuwenberg 6061*), une verrue vue en plan; **G, N, humilis** (*de Wailly 5353*); **H, N. thunbergiana** (*Verreaux s.n.*); **I, N. ezannoi** (*Peyre de Fabrègues 2232*); **J, N. tenuissima** (*Richards 9175*); **K, N, bosseri** (*Bosser 12838*).

droites, les cellules polyédriques forment un épiderme en pavage régulier; ce caractère apparaît stable. Mais la différence entre ces deux types épidermiques n'est pas aussi nettement tranchée qu'il peut le paraître; chez certaines espèces, les cellules, polyédriques au centre des faces de la graine, deviennent graduellement en jeu de patience vers la carène : les parois ondulent de plus en plus lorsqu'on approche de la carène. Dans ce cas, l'ornementation épidermique est beaucoup moins stable : le gradient d'ondulation des cloisons radiales apparaît plus ou moins, et dans certains échantillons les cellules polyédriques peuvent envahir toute la surface de la graine; cette instabilité se rencontre chez *N. forbesiana*.

C'est là un exemple de caractère taxonomiquement utile dans certains groupes au sein desquels il apparaît bien fixé, tandis qu'il varie dans d'autres, où il ne peut être utilisé à la distinction des taxons.

Quoi qu'il en soit, l'ornementation de la graine permet de reconnaître trois groupes dans les *Nymphoides* africano-malgaches : les espèces à cellules polyédriques sur toute la surface de la graine, y compris la carène (*N. elegans*, *N. guineensis*); les espèces à cellules toutes sinueuses en jeu de patience (la plupart de celles étudiées ici); enfin, les espèces où ce caractère varie et où il est préférable de n'en pas tenir compte (*N. rautaneni*, *N. forbesiana* et *N. milnei*) (voir pl. 13).

L'utilisation taxonomique de ce caractère implique, bien entendu, que l'on a pu étudier un matériel suffisant pour saisir la variabilité (ou la constance) du type d'ornementation.

Il faut remarquer que les graines susceptibles d'être verruqueuses ont un épiderme en jeu de patience, au moins sur la carène; chez les deux espèces à cellules strictement polyédriques on ne connaît que des graines lisses (il est vrai que le nombre total d'échantillons représentant chacune d'elles est faible). Il faut également noter que, dans un ensemble de cellules sinueuses imbriquées, les seules à présenter des parois de tracé simple sont celles qui, hautement étirées au-dessus de la surface, constituent les verrues (fig. 13).

La paroi cellulaire externe est le plus souvent déprimée; il convient, bien entendu, de n'observer ce caractère que sur des graines mûres; les graines séchées avant maturité complète voient la face externe de leurs cellules s'effondrer sous l'influence de la dessiccation, et prendre artificiellement un aspect déprimé. Les graines dont l'épiderme est à cellules déprimées ont, en corollaire, un éclat mat; au contraire, les graines dont l'épiderme est formé de cellules à parois externes plates (fig. 13) au moins à maturité, ont un éclat brillant.

Remarques à propos des fruits et des graines :

— La fructification est normalement abondante : fruits et graines sont nombreux et bien formés (ce qui ne veut pas dire fertiles); les seuls cas observés de fructification rare se rencontrent dans les populations issues végétativement d'un individu unique.

— Malgré l'abondante fructification, la fertilité des graines est souvent très faible.

— La capsule et les graines mûres, fertiles ou non, présentent de nombreux caractères taxonomiquement utiles, mais il en est d'autres qu'il est préférable d'abandonner bien que certains (tirés de l'ornementation séminale par exemple) aient été classiquement utilisés.

C. — ÉNUMÉRATION DES CARACTÈRES DISTINCTIFS

La description synthétique des *Nymphoides* africano-malgaches a permis une étude critique des caractères susceptibles d'une utilisation taxonomique; beaucoup d'éléments jusqu'à présent négligés ont été retenus. M'étant ainsi trouvée confrontée avec un nombre important de caractères variables, il m'a fallu comparer leurs variations entre elles afin de circonscrire des unités ayant une valeur taxonomique; le résultat de ce travail a été la définition des espèces africaines et malgaches dont l'énumération et la description constitueront l'essentiel de la seconde partie de cet article.

ÉNUMÉRATION DES CARACTÈRES TAXONOMIQUEMENT UTILES

1. — Souche vivace puissante/souche annuelle grêle.
2. — Souche allongée-rampante/souche très courte.
3. — Feuilles végétatives en rosette présentes/absentes.
4. — Feuilles submergées ulviformes présentes/absentes.
5. — Stolons à la surface de l'eau présents/absents.
6. — Feuilles alternes non florifères présentes çà et là sur les stolons/absentes.
7. — Racines tubérisées aux nœuds flottants présentes/absentes.
8. — Pétiole long ($L \geqslant 15$ mm)/court ($L < 15$ mm).
9. — Limbe allongé ($L > l \times 1{,}15$)/suborbiculaire.
10. — Limbe spongieux à la face inférieure/non spongieux.
11. — Limbe coriace/mince-papyracé.
12. — Inflorescence multiflore (plus de 10 fleurs)/pauciflore.
13. — Bractées périphériques longues ($L \geqslant 10$ mm)/courtes.
14. — Pédicelles floraux longs ($L > 40$ mm)/moyens ($40 \text{ mm} > L > 25$ mm)/courts ($L < 20$-25 mm).
15. — Calice étalé à l'anthèse/appliqué à la corolle.
16. — Corolle jaune/blanche.
17. — Corolle grande ($L > 15$ mm)/moyenne ($15 \text{ mm} > L > 10$ mm)/petite ($L < 10$ mm).
18. — Tube de la corolle court ($L < 1/3$ de la longueur de la corolle)/plus long.
19. — Lobes de la corolle villeux/plats en leur milieu et marginés/cristés.
20. — Fleurs unisexuées/hermaphrodites.
21. — Fleurs hétérostylées/homéostylées.
22. — Anthères grandes ($L > 1{,}8$ mm)/moyennes ($1{,}8 \text{ mm} > L > 1$ mm)/petites ($L < 1$ mm).
23. — Glandes interstaminales présentes/absentes.
24. — Glandes interstaminales pédicellées/sessiles.
25. — Villosités des glandes interstaminales longues (longueur des poils $> 0{,}8$ mm)/courtes.
26. — Glandes hypogynes présentes/absentes.
27. — Glandes hypogynes ciliées/glabres.
28. — Carpelles 2/2-5 (3 en général).
29. — Stigmates en tête fendue/bilabiés.
30. — Stigmates finement membraneux/en lèvres papilleuses.

31. — Capsule très allongée (L $\geqslant$ l × 1,45)/ovoïde (l × 1,45 > L > l × 1,15)/globuleuse (l $\simeq$ L, à 10 % près environ)/aplatie (L $\leqslant$ 2/3 l).
32. — Sépales fructifères égaux ou supérieurs à la capsule/plus courts.
33. — Placentas épais/ténus.
34. — Graines nombreuses dans la capsule (plus de 25 ou 30)/peu nombreuses (25 > n > 3)/2.
35. — Funicules longs (L > 1/5 de la longueur de la graine)/courts.
36. — Graine allongée (L > 3/2 l)/suborbiculaire.
37. — Graine comprimée (épaisseur < 1/4 de la longueur)/bombée sur ses deux faces.
38. — Graine grosse (L > 2,5 mm)/moyenne (2,5 mm > L > 1,3 mm)/petite (L < 1,3 mm).
39. — Carène de la graine portant un sillon/carène sans sillon.
40. — Cellules de l'épiderme séminal à parois toutes sinueuses/toutes droites/caractère variant d'un type à l'autre.

III. — BIOLOGIE ET ÉVOLUTION

ÉVOLUTION BIOLOGIQUE

Malgré l'évidente homogénéité biologique des *Nymphoides* on peut voir une diversification s'affirmer à travers les espèces africano-malgaches, et même progresser selon des lignes différentes.

MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE.

La multiplication végétative intervient fondamentalement par ramification de la souche qui, lorsqu'elle existe, est à la fois organe de survie et de multiplication sur place; mais l'apparition des stolons flottants assure un pouvoir d'envahissement beaucoup plus efficace puisqu'ils peuvent assurer trois fonctions : conquête de la surface d'eau libre, multiplication des souches enracinées et même survie au-delà de la saison défavorable : l'accroissement des possibilités colonisatrices semble être un aspect évolutivement positif.

On peut observer une progression de l'importance du rôle des stolons selon les espèces; chez *N. peltata* par exemple, les stolons assurent un envahissement efficace de l'espace disponible, mais ne donnent guère de souches-filles enracinées au fond de l'eau; en outre, ils résistent plus ou moins bien à la saison froide. Si les stolons de *N. indica* par exemple sont des envahisseurs tout aussi efficaces, ils sont par contre susceptibles de donner autant de souches enracinées qu'ils portent de nœuds; ces nœuds peuvent même survivre un certain temps, isolés, sur la vase plus ou moins desséchée : leur bourgeon demeure dormant avant de donner une nouvelle souche à la saison favorable. La fonction de pérennité assurée par les nœuds du stolon est encore plus évidente chez *N. aquatica*: chaque nœud porte des racines tubérisées (organes de réserve) et, isolé, devient alors une sorte d'hibernacle nanti des ressources qui lui permettront de produire une nouvelle souche au printemps (**23**, p. 345).

Les espèces vivaces à grosse souche, en particulier, se reproduisent rarement par voie de graine; parmi elles, *N. bosseri* semble un médiocre

envahisseur puisqu'il ne produit pas de stolons, et *N. thunbergiana*, avec ses stolons exceptionnels, n'est guère plus efficace; ces deux espèces, et la première surtout, sont géographiquement très limitées; au contraire, *N. indica*, *forbesiana* ou *brevipedicellata* par exemple, très stolonifères, couvrent de vastes régions. *N. indica* parvient à envahir promptement les biotopes favorables par la seule prolifération des stolons, ainsi que le laissent supposer les populations stériles (formées d'une seule forme florale) installées à la suite d'introductions récentes : grâce à cette multiplication végétative active allant de pair avec une bonne compétitivité et des exigences écologiques relativement souples, cette espèce accroît actuellement son aire de répartition déjà très vaste.

Des petits *Nymphoides* à souche grêle vivent en hydrothérophytes dans des mares temporaires, et passent la saison défavorable à l'état de graines; dans ce cas, la colonisation du biotope doit s'effectuer avec rapidité et efficacité, le grand nombre d'individus pouvant seul compenser le risque de dessèchement prématuré et la brièveté de la saison des pluies. La possibilité d'un développement explosif des populations est une spécialisation positive chez les plantes des mares sur rochers en particulier. Deux espèces africaines, habitant ce type de biotopes, en des régions différentes, montrent une égale aptitude à les envahir mais par des voies différentes; *N. tenuissima* produit un grand nombre de graines fertiles, et c'est donc une germination massive dès l'inondation qui assure le foisonnement de la plante dans les petites mares temporaires; il faut noter que cette espèce n'est pas stolonifère. Au contraire, les graines fertiles de *N. guineensis* sont peu nombreuses, d'autant plus que, le fruit ne contenant que deux graines, le nombre total produit demeure faible; c'est par une intense production végétative que la plante couvre les mares, chaque nœud florifère émettant plusieurs stolons (alors que des espèces comme *N. indica* n'en produisent généralement qu'un par nœud).

On trouve ici un exemple intéressant d'adaptation biologique réalisée selon deux directions fondamentalement différentes, mais aboutissant à donner à deux espèces vicariantes un pouvoir colonisateur comparable.

BIOLOGIE FLORALE.

Tous les *Nymphoides* ne sont pas hétérostylés, et seule une moitié des espèces africano-malgaches présente ce caractère; on peut y voir une remarquable progression dans le sens de cette spécialisation biologique, progression déjà mise en évidence, chez d'autres espèces du genre par ORNDUFF (**18**). Partant des espèces homéostylées comme *N. ezannoi* ou *rautaneni* par exemple, on voit apparaître une hétérostylie « simple » où chaque forme florale est parfaitement hermaphrodite sans prédominance fonctionnelle de l'un ou l'autre sexe (chez *N. bosseri* par exemple, où les anthères sont à peu près de même taille dans les deux types floraux, les filets seuls étant de longueurs différentes); puis l'hétérostylie devient « régressive », un sexe devenant secondaire dans chacune des deux formes florales bien que toutes les fleurs demeurent hermaphrodites : les fleurs longistylées

sont plutôt ♀ (leurs anthères sont plus courtes que celles des fleurs brévistylées), et les fleurs brévistylées sont plutôt ♂; une telle hétérostylie « régressive » est déjà visible chez *N. elegans* ou *forbesiana* où les anthères des fleurs longistylées sont plus courtes de 15 à 20 % que celles des fleurs brévistylées, et devient évidente chez *N. indica* ou *milnei* où les anthères courtes ne mesurent que 60 à 70 % de la longueur des plus longues. Cette évolution voit son aboutissement par exemple chez *N. macrosperma*, où les fleurs sont unisexuées; seul ce terme extrême manque en Afrique où les *Nymphoides* montrent cependant une progression remarquable vers une hétérostylie de plus en plus élaborée.

L'hétérostylie (et à l'extrême la diécie) s'accompagne d'une biologie florale de type entomogame qui implique une sécrétion nectarifère attractive; la glandularisation florale est en effet important chez les *Nymphoides*, et là encore on observe une progression. *N. ezannoi* ne montre pas de glandes florales morphologiquement différenciées, et *N. tenuissima*, bien que privé de glandes hypogynes, présente à l'emplacement des glandes interstaminales des plages finement papilleuses; ces deux espèces pauvres en glandes florales sont homéostylées.

Puis on trouve *N. guineensis* par exemple, à glandes hypogynes et très petites glandes interstaminales, et à fleurs encore homéostylées. *N. bosseri* montre également des glandes hypogynes et de petites glandes interstaminales, mais ses fleurs sont hétérostylées (hétérostylie « simple » il est vrai). Chez les espèces où l'hétérostylie devient « régressive » (*N. indica* ou *forbesiana* par exemple), les glandes interstaminales sont grandes et pédicellées.

Il va sans dire que ce schéma progressif donne une image un peu simpliste de la réalité, certaines espèces n'atteignant pas nécessairement les mêmes niveaux de spécialisation dans les voies de l'hétérostylie et de la glandularisation florale; ainsi *N. milnei*, hautement hétérostylé, n'a que de petites glandes interstaminales sessiles; au contraire *N. elegans*, aux glandes interstaminales remarquablement développées, montre une hétérostylie où le dimorphisme staminal entre les deux types floraux est faible. Malgré ces réserves de détail, on doit reconnaître deux lignes évolutives grossièrement parallèles du point de vue de la biologie florale.

HYPOTHÈSES SUR L'ÉVOLUTION

Les données exposées dans les chapitres précédents sur la morphologie et la biologie du genre *Nymphoides* en Afrique permettent d'entrevoir un certain nombre de voies selon lesquelles l'évolution du groupe a pu progresser.

DIRECTIONS ÉVOLUTIVES DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF

On peut supposer que les plantes annuelles sont plus évoluées que les vivaces; chez ces dernières, la présence de feuilles végétatives quand la plante est adulte semble un caractère primitif ; il semble que l'évolution

progresse vers une « floralisation » de l'appareil végétatif dans lequel la présence même des organes est de plus en plus conditionnée par la floraison. Les stolons à croissance strictement sympodiale (dont chaque nœud est florifère) sont certainement plus évolués que les stolons à croissance alternativement monopodiale et sympodiale.

DIRECTIONS ÉVOLUTIVES DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR.

L'évolution florale vers une hétérostylie et même une séparation des sexes est indiscutable dans le genre *Nymphoides*.

Nous avons vu que, parallèlement, on tend vers une glandularisation de la fleur. Le développement des glandes interstaminales indique une progression dans ce sens, même si leur nature staminodiale (et donc vestigiale d'un second cycle staminal) peut laisser supposer une évolution régressive de ces organes. Glandes hypogynes, glandes de la paroi ovarienne sont autant d'indices de cette extension des organes glanduleux.

On peut même considérer l'ornementation des pétales comme une tendance à la glandularisation : le terme extrême observé serait la corolle velue dont les villosités sont sucrées à l'anthèse; les lobes de la corolle eux-mêmes deviennent glandes.

La capsule semble évoluer parallèlement dans deux directions opposées, vers une diminution de la taille des graines dont le nombre augmente, et vers une diminution du nombre des graines dont la taille augmente. La déhiscence de la capsule, très primitive lorsqu'elle n'est qu'une déhiscence informe de sa base, progresse indiscutablement vers une déhiscence valvaire apicale (même si elle est encore irrégulière).

On peut ainsi considérer une espèce comme *N. peltata* comme très primitive dans l'ensemble puisque, vivace à feuilles végétatives nombreuses, elle produit des stolons croissant de façons monopodiale et sympodiale alternées, ses capsules se déchirent basalement, et ses pétales sont lisses; cependant, son hétérostylie et le développement des glandes interstaminales sont indices d'une évolution déjà assez nette sur le plan de la biologie florale.

N. thunbergiana, ou *N. bosseri*, ont un appareil végétatif très primitif également, mais d'une toute autre manière : vivaces à feuilles végétatives, elles ne sont pas stolonifères. Au contraire, leur appareil reproductif est très évolué.

Des espèces comme *N. indica*, *N. forbesiana* par exemple sont beaucoup plus évoluées : leur appareil végétatif est, bien que vivace, sous la stricte dépendance de la floraison : toutes les feuilles flottantes sont florifères, et les stolons ne croissent que sympodialement (chaque nœud donnant une inflorescence). Leur appareil reproducteur atteint, à tous points de vue, des stades très évolués.

Des espèces tout aussi évoluées que ces dernières sur le plan floral, peuvent atteindre un degré de spécialisation au moins égal sur le plan végétatif mais dans une direction différente; *N. elegans* ou *N. milnei* par exemple, perdent le caractère stolonifère au profit d'une biologie annuelle.

Au delà de ces stades d'évolution florale, se trouvent les espèces à

fleurs unisexuées, simplifiées, comme *N. aquatica* par exemple; parallèlement, cette espèce stolonifère produit des racines tubérisées très spécialisées.

Ainsi peut-on reconnaître grossièrement des niveaux d'évolution où les espèces peuvent se placer. Bien que, généralement, une même espèce puisse se placer à différents niveaux selon les catégories d'organes considérées, on peut concevoir une image dans laquelle les taxons, dans leur ensemble, atteignent un niveau d'évolution plus ou moins élevé.

BIBLIOGRAPHIE

1. Andrews, F. W. — The flowering Plants of the Sudan 3, *Gentianaceæ* : 63-65 (1956).
2. Arber, A. — Water plants, a study of aquatic Angiosperms, 436 p., reprint (1963).
3. Aston, H. I. — The genus *Villarsia* (*Menyanthaceæ*) in Australia, Muelleria **2** (1) : 1-63 (1969).
4. Baker, J. G. & Brown, N. E. — *Gentianaceæ, in* Thiselton-Dyer, W. T., Flora of Tropical Africa **4** (1) : 544-587 (1903-04).
5. Berhaut, J. — Flore du Sénégal, ed. 1, 300 p. (1954).
6. — Flore du Sénégal, ed. 2, 485 p. (1967).
7. Bory de St-Vincent. — Voyage dans les quatre principales îles des mers d'Afrique, 1, 408 p. (1804).
8. Cufodontis, G. — Enumeratio Plantarum Æthiopiæ, Spermatophyta, *Gentianaceæ*, Bull. Jard. Bot. de l'Etat, Bruxelles, **30** (4) : 678-683 (1960).
9. Dress, W. J. — The identity of the aquatic « banana-plant », Baileya **2** : 19-21 (1954).
10. Friedrich-Holzhammer. — *Menyanthaceæ, in* Merxmüller, Prodromus einer Flora von Südwestafrika **111** (1967).
11. Goebel, K. — Morphologische und biologische Studien, VI, *Limnanthemum*, Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg **9** : 120-126 (1891).
12. Grisebach, A. — Genera et Species Gentianearum, 364 p. (1839).
13. Hill, A. W. & Prain, D. — *Gentianaceæ*, Thiselton-Dyer, W. T., Flora Capensis 4 (1) : 1056-1121 (1909).
14. Hutchinson, J. & Dalziel, J. M. — *Gentianaceæ*, Flora of West Tropical Africa, ed. 1, **2** (1) : 180-184 (1931).
15. Lamarck, J. B. A. Monnet de. — Tableau encyclopédique et méthodique, Botanique (Illustrations des genres) **1** : 438 (1792).
16. Lindsay, A. — Anatomical evidence for the *Menyanthaceæ*, American Journal of Botany **25** : 480-485 (1938).
17. Marais, W. & Verdoorn, I. C. — *Gentianaceæ, in* Dyer & al., Flora of South Africa **26** : 243 (1963).
18. Ornduff, R. — The origin of diœcism from heterostyly in *Nymphoides* (*Menyanthaceæ*), Evolution **20** : 309-314 (1966).
19. — Neotropical *Nymphoides* (*Menyanthaceæ*) : meso-american and west-indian species, Brittonia **21** : 346-352 (1970).
20. Perrot, E. — Sur une particularité de structure de l'épiderme inférieur de la feuille chez certaines Gentianées aquatiques, Journal de Botanique **11** (12), 7 p. (1897).
21. Raynal, A. — Répartition géographique des *Nymphoides* (*Menyanthaceæ*) africains et malgaches, Mitt. Bot. Staatssamml. München **10** : 122-134 (1971).
22. Saint-Hilaire, A. de. — Voyage dans le district des Diamans et sur le littoral du Brésil, Notes sur les plantes caractéristiques (*Villarsia*, **2** : 413-416) (1833).
23. Sculthorpe, C. D. — The biology of aquatic vascular plants, 610 p. (1967).
24. Taylor, P. — *Menyanthaceæ, in* Hutchinson, J. & Dalziel, J. M., Fl. of West Trop. Africa, ed. 2, **2** : 302-303 (1963).

25. THUNBERG, C. P. — Prodromus Plantarum Capensium **1**, 192 p. (1794-1800).
26. VASUDEVAN, R. — A new species of *Nymphoides* (*Menyanthaceæ*) from South India, Kew Bull. 22 : 101-106 (1968).
27. WAGNER, R. — Die Morphologie des *Limnanthemum nymphæoides* (L.) Lk., Inaugural Dissertation d. mathem. u. naturwiss. Facultät der Kaiser-Wilhelms-Universität z. Strassburg, 19 p. (1895).
28. DE WIT, H.C.D. — *Nymphoides*, *in* Aquarium planten, Belmontia, ser. 3, Horticulture **2** (2) : 91-96 (1958).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum, PARIS

Adansonia, ser. 2, 14 (2) : 271-275, 1974

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES *PODOSTEMACEÆ*

IV. — LES GENRES *LEDERMANNIELLA*, *MONANDRIELLA* ET *INVERSODICRÆIA*

par Colette Cusset

Parmi les *Podostemaceæ* africaines, le genre *Inversodicræia* est le plus riche en espèces; vingt-neuf sont actuellement reconnues. Quelques autres viendront certainement s'y ajouter car les *Podostemaceæ* sont encore assez peu récoltées et mal connues. Très proches du genre *Inversodicræia* (Afrique tropicale en général) les genres *Monandriella* et *Ledermanniella*, tous deux monospécifiques, sont considérés comme endémiques du Cameroun.

Ces trois genres créés par Engler, présentent à première vue des ressemblances certaines et il se pose le problème d'en connaître la délimitation et la valeur réelles. Pour cela, nous avons réuni les principaux caractères distinctifs, tels qu'Engler les indique, dans le tableau suivant :

	Monandriella	*Ledermanniella*	*Inversodicræia*
Nombre d'étamines	1	2	1 à 3
Pollen	monades	?	monades, diades
Ovaire	1 loge	?	2 loges
Capsule, nombre de côtes .	6	8	6 à 8
Nombre de valves.	2, égales	2, inégales	2, égales

Le nombre d'étamines et la structure du pollen sont variables d'une espèce à l'autre dans le genre *Inversodicræia sensu stricto* (comme dans beaucoup d'autres genres de cette famille). Ces caractères ne peuvent, à notre avis, être considérés comme génériques; ils constituent tout au plus des caractères spécifiques.

L'organisation de l'ovaire est, par contre, d'une grande importance au niveau générique; le trait le plus significatif est le nombre de loges.

Notons tout d'abord que, contrairement à l'opinion de certains auteurs,

en particulier Sir G. TAYLOR [1], le nombre de loges est bien visible à la loupe après une simple section transversale de l'ovaire. Même dans le fruit très mûr, il reste toujours, au niveau des sutures des valves, des débris de la cloison séparant les loges ovariennes. D'autre part, lorsque l'ovaire est biloculaire, le placenta est très nettement bilobé, alors qu'il a une forme rigoureusement ellipsoïdale quand il existe une seule loge.

Nous avons disposé des types des 3 genres concernés : *Inversodicræia tenax* (C. H. Wright) Engl. ex R. E. Fries (*Kolbe 3149*; holo-, K), *Ledermanniella linearifolia* Engl. (*Ledermann 440*; holo-, B), *Monandriella linearifolia* Engl. (*Ledermann 2872*; holo-, B). Un examen soigneux ne nous a pas permis de rencontrer, même sur une seule fleur, les structures décrites par ENGLER. Dans les 3 genres étudiés, l'ovaire est uniloculaire (et non biloculaire chez *Inversodicræia*, comme l'indique ENGLER). Quant au genre *Ledermanniella*, où cet auteur indique une capsule à 2 valves inégales : « *altera persistente 5-nervia, altera decidua trinervia* », nous avons toujours observé 2 valves égales, munies de 2 côtes marginales et 3 plus internes, donc 5-nerviées. Par ailleurs, les compléments de description donnés par HESS (1961) sont fondés sur une erreur de détermination : les exsiccata *Zehnder 264*, *276* et *278* n'appartiennent certainement pas au genre *Ledermanniella* dont ils se distinguent notamment par leur petite capsule sphérique. Nous voyons donc qu'il n'existe plus aucune différence générique entre ces plantes. Nous sommes amenée à considérer ces 3 genres comme synonymes. Le genre *Ledermanniella*, par son antériorité (1909), a priorité sur les genres *Inversodicræia* (1914) et *Monandriella* (1926).

Dans un article ultérieur nous reprendrons l'étude du genre *Ledermanniella*, ainsi compris au sens large, plus en détail. Il ne nous a pas paru inutile, étant donnée l'importance du genre « *Inversodicræia* » en Afrique et la grande probabilité pour que des espèces nouvelles en soient encore à décrire, de publier dès maintenant cette synonymie, évitant ainsi des remaniements nomenclaturaux ultérieurs.

LEDERMANNIELLA ENGLER

Bot. Jahrb. **43** : 378 (1909); Nat. Pflanzenfam., ed. 2, **18a** : 66 (1930).

— *Inversodicræia* ENGL. ex R. E. FRIES, Wiss. Ergebn. Schwed. Rhod. Kongo Exped. 1911-12 **1** : 56 (1914), « *Inversodicræa* »; ENGL., Bot. Jahrb. **60** : 458 (1926); Nat. Pflanzenfam., ed. 2, **18a** : 53 (1930); HAUMAN, Fl. Congo **1** : 221-224 (1948); HESS, Ber. schweiz. Bot. Ges. **63** : 363 (1953); G. TAYLOR, Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. **1** : 67 (1953); *in* KEAY, FWTA, ed. 2, **1** : 126 (1954), *syn. nov.*

— *Monandriella* ENGL., Bot. Jahrb. **60** : 457 (1926); Nat. Pflanzenfam., ed. 2, **18a** : 48 (1930), *syn. nov.*

ESPÈCE-TYPE : *Ledermanniella linearifolia* Engl.

1. It is almost impossible, without careful microtome sections of young flower-buds, to decide wether the ovary has one or two loculi.

Ledermanniella abbayesii (G. Taylor) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia abbayesii* G. TAYL., Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. **1** : 67 (1953).
TYPE : *des Abbayes 898/1948*, Guinée (holo-, BM, iso-REN?, U!, ZT!).

Ledermanniella adamesii (G. Taylor) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia adamesii* G. TAYL., Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. **1** : 69 (1953).
TYPE : *Adames 177*, Guinée (holo-, K!).

Ledermanniella aloides (Engler) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia aloides* ENGL., Pflanzenwelt Afr. **3** (1) : 271, 273 (1915), *nom. nud.;* Bot. Jahrb. **60** : 460 (1926).
LECTOTYPE : *Ledermann 2785*, Cameroun (holo-, B; iso-, U!).

Ledermanniella batangensis (Engler) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Dicræia batangensis* ENGL., Bot. Jahrb. **43** : 380 (1909).
— *Inversodicræia batangensis* (ENGL.) ENGL., Pflanzenwelt Afr. **3** (1) : 271 (1915); Bot. Jahrb. **60** : 460 (1926).
TYPE : *Ledermann 221*, Cameroun (holo-, B; iso-, U!).

Ledermanniella bifurcata (Engler) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia bifurcata* ENGL., Pflanzenwelt Afr. **3** (1) : 273 (1915) *nom. nud.;* Bot. Jahrb. **60** : 461 (1926); J. B. HALL, Kew Bull. **26** (1) : 125 (1971).
— *Inversodicræia zenkeri* ENGL., *l.c.* : 273 (1915), *nom. nud.; l.c.:* 461 (1926), (SYNTYPES : *Zenker 3811*, B; *Mildbraed 5952a*, B, U!).
— *Inversodicræia minima* ENGL., Pflanzenwelt Afr. **3** (1) : 273 (1915) *nom. nud.* ; Bot. Jahrb. **60** : 460 (1926). (TYPE : *Mildbraed 5952*, B, U!), *syn. nov.*
TYPE : *Mildbraed 5951*, Cameroun (holo-, B).

Ledermanniella bowlingii (J. B. Hall) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia bowlingii* J. B. HALL, Kew Bull. **26** (1) : 126 (1971).
TYPE : *Hall & Bowling in GC 38533* Ghana (holo-, K; iso-, GC, P!).

Ledermanniella congolana (Hauman) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia congolana* HAUMAN, Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles **17** : 179 (1944)
TYPE : *Vanderyst 21682*, Zaïre (holo-, BR!).

Ledermanniella cristata (Engler) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia cristata* ENGL., Pflanzenwelt Afr. **3** (1) : 276 (1915), *nom. nud.*; Bot. Jahrb. **60** : 462 (1926).
LECTOTYPE : *Ledermann 1173*, Cameroun (holo-, B; iso-, U!).

Ledermanniella digitata (H. Hess) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia digitata* H. HESS, Ber. schweiz. Bot. Ges. **63** : 363 (1953).
TYPE : *H. Hess 50/239*, Angola (holo-, ZT!).

Ledermanniella fluitans (H. Hess) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia fluitans* H. HESS, Ber. schweiz. Bot. Ges. **63** : 364 (1953).
TYPE : *H. Hess 50/83*, Angola (holo-, ZT!); iso-, BR!, G!.

Ledermanniella kamerunensis (Engler) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Dicræia kamerunensis* Engl., Bot. Jahrb. **43** : 380 (1909).
— *Inversodicræia kamerunensis* (Engl.) Engl., Pflanzenwelt Afr. **3** (1) : 274 (1915); Bot. Jahrb. **60** : 463 (1926).
Type : *Ledermann 440a*, Cameroun (holo-, B).

Ledermanniella keayi (G. Taylor) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia keayi* G. Tayl., Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. **1** : 78 (1953).
Type : *Keay FHI 28457*, Cameroun (holo-, K; iso-, BM).

Ledermanniella ledermannii (Engler) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Dicræia ledermannii* Engl., Bot. Jahrb. **43** : 381 (1909).
— *Inversodicræia ledermannii* (Engl.) Engl., Pflanzenwelt Afr. **3** (1) : 274 (1915); Bot. Jahrb. **60** : 463 (1926).
Type : *Ledermann 225*, Cameroun (holo-, B; iso-, U!).

Ledermanniella letestui (Pellegrin) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia letestui* Pellegrin, Bull. Mus. Hist. Nat. Paris **33** : 525 (1927).
Type : *Le Testu 1347*, Gabon (holo-, P!).

Ledermanniella linearifolia Engler

Bot. Jahrb. **43** : 378 (1909).
— *Sphaerothylax linearifolius* (Engl.) Engl., Pflanzenwelt Afr. **3** (1) : 181 (1915).
Type : *Ledermann 440*, Cameroun (holo-, B!).

Ledermanniella monandra C. Cusset, *nom. nov.*

— *Monandriella linearifolia* Engl., Bot. Jahrb. **60** : 457 (1926), *non Ledermaniella linearifolia* Engl.
Lectotype : *Ledermann 2872*, Cameroun (holo-, B!).

Ledermanniella musciformis (G. Taylor) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia musciformis* G. Tayl., Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. **1** : 75 (1953).
Type : *Keay FHI 28542*, Cameroun (holo-, K!, iso-BM).

Ledermanniella pellucida (Engler) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia pellucida* Engl., Pflanzenwelt Afr. 3 (1) : 272 (1915), *nom. nud.*; Bot. Jahrb. **60** : 459 (1926).
Lectotype : *Ledermann 1233* (holo-, B).

Ledermanniella pusilla (Warming) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Sphaerothylax pusilla* Warm., Danske Vidensk. Selsk. Skrift., ser. 6, **5** : 146 (1899).
— *Inversodicræia pusilla* (Warm.) Engl., Bot. Jahrb. **60** : 461 (1926).
Type : *Zenker 1050*, Cameroun (holo-, B; iso-, G!, K!, L!,M!, U!, Z!).

Ledermanniella pygmæa (G. Taylor) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia pygmæa* G. Tayl., Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. **1** : 72 (1953).
— *Inversodicræia ledermannii* auct. *non* Engl. : Chev., Fl. Viv. A.O.F. **1** : 297 (1938), *p.p.*
Type : *des Abbayes 353/1951*, Guinée (holo-, BM; iso-, REN?).

Ledermanniella schlechteri (Engler) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Dicræia schlechteri* ENGL., Bot. Jahrb. **43** : 381 (1909).
— *Inversodicræia schlechteri* (ENGL.) ENGL., Pflanzenwelt Afr. **3** (1) : 273 (1915); Bot. Jahrb. **60** : 462 (1926).
TYPE : *Schlechter 12574*, Zaïre (holo-, B; iso-, BR!).

Ledermanniella tenax (C. H. Wright) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Dicræia tenax* C. H. WRIGHT, *in* OLIV., FTA **6** (1) : 125 (1909).
— *Inversodicræia tenax* (C. H. WRIGHT) ENGL. ex R. E. FRIES, Wiss. Ergebn. Schwed. Rhod. Kongo Exped. 1911-12 **1** : 56 (1914).
TYPE : *Kolbe 3149*, Rhodesia (holo-, K!).

Ledermanniella tenuifolia (G. Taylor) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia tenuifolia* G. TAYL., Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. **1** : 72 (1953).
TYPE : *Keay FHI 28241*, Nigéria (holo-, K; iso-, BM).

Ledermanniella tenuissima (Hauman) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia tenuissima* HAUMAN, Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles **17** : 180 (1944).
TYPE : *Gillet s.n.*, Zaïre (holo-, BR!).

Ledermanniella thalloidea (Engler) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia thalloidea* ENGL., Pflanzenwelt Afr. **3** (1) : 271 (1915), *nom. nud.*; Bot. Jahrb. **60** : 459 (1926).
LECTOTYPE : *Ledermann 6328a*, Cameroun (holo-, B; iso-, U!).

Ledermanniella variabilis (G. Taylor) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Inversodicræia variabilis* G. TAYL., Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. **1** : 75 (1953).
TYPE : *Keay FHI 28688*, Cameroun (holo-, K!; iso-, BM).

Ledermanniella warmingiana (Gilg) C. Cusset, *comb. nov.*

— *Sphaerothylax warmingiana* GILG, *in* WARM., Danske Vidensk. Selsk. Skrift., ser. 6, **11** : 17 (1901).
— *Inversodicræia warmingiana* (GILG) ENGL., Pflanzenwelt. Afr. **3** (1) : 274 (1951); Bot. Jahrb. **60** : 462 (1926).
TYPE : *Baum 904*, Zaïre (holo-, B; iso-, C!, G!, K!, M!, L!, U!, Z!).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS.

ADANSONIA, ser. 2, 14 (2) : 277-289, 1974.

CONTRIBUTION DE LA PALYNOLOGIE A L'ÉTUDE DES IRVINGIACÉES D'AFRIQUE TROPICALE

par Benoît SATABIÉ

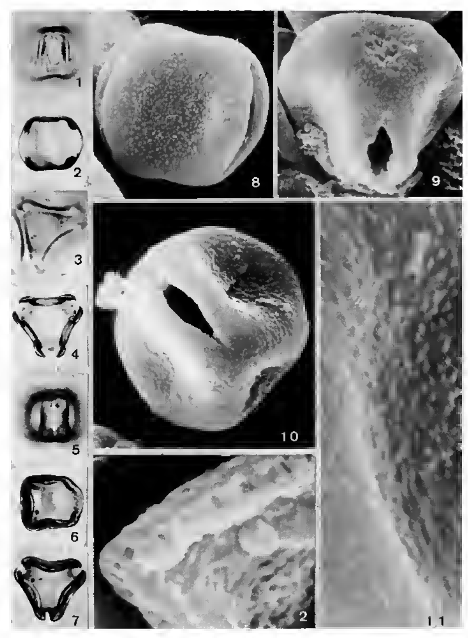
RÉSUMÉ : L'étude au microscope photonique des pollens de quelques espèces d'Irvingiacées d'Afrique tropicale montre une assez grande ressemblance entre bon nombre de leurs caractères : symétrie, forme, dimensions, apertures, tectum, etc... Mais l'observation au microscope électronique à balayage fait apparaître plusieurs types de surface tectale. Dans cette investigation, notre but est d'apporter une documentation pollinique sur les espèces étudiées.

SUMMARY: A palynological study of some Tropical African species of *Irvingiaceae*, using light microscopy, shows a great similarity between many of their characters: symmetry, shape, dimensions, apertures, tectum, etc. However, observations with the scanning electron microscope reveal very clearly many types of tectum surface. The aim of this investigation is to provide a palynological documentation of the species studied.

*
* *

I. — INTRODUCTION

Le genre *Irvingia* fut créé en 1860 et classé en même temps dans la famille des Simaroubacées par HOOKER. Cette position systématique n'a pas été admise par d'autres auteurs et a donné lieu à de nombreuses controverses. Ce n'est qu'en 1892 que PIERRE, s'appuyant sur les caractères de structure du bois, étudiés par VAN TIEGHEM (1884, 1885) et sur la présence des stipules, proposa la séparation d'avec les Simaroubacées du genre *Irvingia* qu'il prit pour type d'une famille autonome : les Irvingiacées, classées dans l'ordre des Sapindales. L'auteur eut ultérieurement la possibilité de doter cette famille de deux nouveaux genres originaires d'Afrique équatoriale : *Klainedoxa* et *Desbordesia*. Ce rang taxonomique, officialisé par VAN TIEGHEM en 1905, est encore quelque peu discuté puisque certains auteurs (METCALFE et CHALK, 1950; EMBERGER, 1960; NOOTEBOOM, 1962, etc.) continuent de considérer les Irvingiacées comme une sous-famille des Simaroubacées, alors que d'autres, plus nombreux (HUTCHINSON, 1958;



Pl. **1.** — **Klainedoxa gabonensis** Pierre (*Tisserant 232*) : M. Ph. × 1 000 : **1**, vue méridienne superficielle; **2**, coupe optique méridienne; **3**, vue polaire superficielle; **4**, coupe optique équatoriale. — M.E.B. : **8** et **9**, pollen entier × 5 300. — **K. gabonensis** var. **oblongifolia** Engl. (*Zenker 467*) : M. Ph; × 1 000 : **5**, vue méridienne superficielle; **6**, coupe optique méridienne, système apertural de profil; **7**, coupe optique équatoriale. — M.E.B. : **10**, pollen entier × 5 300; **11**, détail de la surface tectale × 20 000; **12**, cassure de l'exine × 21 000.

Gilbert, 1958; Aubréville, 1962, etc.) les ont traitées comme une famille à part entière.

La famille, localisée dans les régions intertropicales de l'ancien monde, compte ainsi trois genres dont un paléotropical : *Irvingia* et deux africains : *Klainedoxa* et *Desbordesia*. Elle groupe une douzaine d'espèces qui sont essentiellement de grands arbres des groupements forestiers.

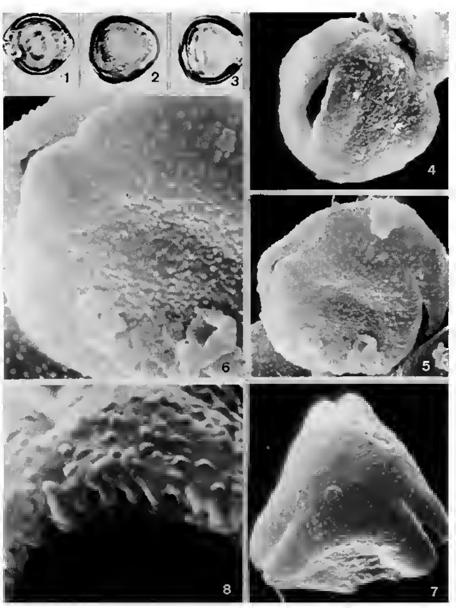
Notre étude a porté sur des pollens prélevés dans l'Herbier du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Le matériel pollinique a été étudié après traitement chimique par la méthode courante d'acétolyse d'Erdtman (1952) et traitement physique par la « Méthode simple de coupes », récemment mise au point au Laboratoire de Palynologie de l'École pratique des Hautes Études par Hideux et Marceau (1972). Les spécimens observés provenaient de collecteurs divers et uniquement de quelques localités différentes d'Afrique centrale : *Desbordesia glaucescens* (Engl.) v. Tiegh. (*Letouzey s.n.*, Cameroun); *Irvingia gabonensis* (Aubry Lec. ex O'Rorke) Baill. (*Mpom 254*, Cameroun); *I. grandifolia* (Engl.) Engl. (*Fleury 26672*, Gabon); *I. smithii* Hook. f. (*Letouzey 10582*, Cameroun); *I. wombolu* Vermoesen (*Staner 892*, Zaïre); *Klainedoxa gabonensis* Pierre (*Tisserant 232*, République Centrafricaine); *K. gabonensis* var. *microphylla* Pellegrin (*Le Testu 1823*, Gabon); *K. gabonensis* var. *oblongifolia* Engl. (*Zenker 467*, Cameroun).

II. — DESCRIPTION DES ESPÈCES OBSERVÉES

Dans une étude comparative de quelques caractères anatomiques et palynologiques d'*Allantospermum borneense* Forman et d'*Allantospermum multicaule* (Capuron) Nooteboom, Metcalfe, Lescot & Lobreau (1968), d'après des recherches entreprises uniquement au microscope photonique sur quelque cinq espèces d'Irvingiacées, concluaient déjà sur l'aspect pollinique : « La famille présente un pollen très homogène dans la plupart de ses caractéres (forme, aperture, exine) ». Oltmann (1971) fait des observations analogues, néanmoins il distingue deux groupes : 1) l'un ayant comme type *Irvingia gabonensis* et qui renferme deux sous-groupes (*Irvingia gabonensis* et *I. wombolu* avec *Desbordesia glaucescens* d'une part, *Irvingia smithii* et *I. grandifolia* d'autre part), 2) l'autre ayant comme type *Klainedoxa gabonensis* qu'il rapproche de deux autres espèces *K. buesgenii* et *K. lanceifolia*. Nous avons également constaté que les grains de pollen des espèces d'Irvingiacées étudiées se ressemblaient beaucoup à de nombreux égards au microscope photonique (Satabié, 1973) [1].

En effet, leur forme générale est suborbiculaire à symétrie d'ordre 3. Ce sont tous des pollens isopolaires, tricolporés, à vue polaire triangulaire présentant un tectum continu, d'aspect granuleux donnant parfois l'im-

1. Cet article n'est qu'un très large extrait de la partie palynologique et un relevé de quelques passages des parties systématique et anatomique de notre Rapport de stage de D.E.A., stage effectué au Laboratoire de Phanérogamie du Museum national d'Histoire naturelle de Paris et sous la direction de M. le Professeur R. Schnell.



Pl. 2. — **Desbordesia glaucescens** (Engl.) v. Tiegh. (*Letouzey s.n.*) : M. Ph. × 1 000 : **1,** coupe optique méridienne; **2,** vue superficielle de profil; **3,** vue de profil en coupe optique. — M.E.B. : **4, 5** et **7,** pollen entier × 5 250; **6,** détail de surface × 10 500; **8,** détail de surface et coupe de l'exine × 21 000.

pression de fines perforations. L'ectexine est légèrement saillante au niveau de l'interruption de l'endexine. Les endoapertures, de taille moyenne, sont de forme subrectangulaire, la plus grande dimension étant orientée suivant l'axe polaire. En coupe optique équatoriale, les angles aperturaux sont tronqués ou plus ou moins émarginés; les zones interaperturales sont planes à plus ou moins concaves.

Mais le microscope électronique à balayage, grâce à une grande profondeur de champ et à un puissant pouvoir séparateur permet de voir que la surface tectale se présente selon trois types d'organisation différente chez les Irvingiacées étudiées.

Il est particulièrement intéressant de remarquer que les divisions obtenues par les caractères de la surface tectale ne sont pas équivalentes à celles établies d'aprés les caractéres botaniques et anatomiques.

1. — PREMIER TYPE DE SURFACE TECTALE.

Il est caractérisé par des columelles à têtes bien soudées en une surface tectale homogène, parsemée de fines verrues lisses aussi bien dans les zones aperturales que dans les zones interaperturales. Cette structure se retrouve chez :

a) **Klainedoxa gabonensis** Pierre (Pl. 1).

Pollen généralement bréviaxe : P = 17 µ; E = 18 µ. L'endexine s'épaissit avant son interruption au niveau de la zone périendoaperturale. Cet épaississement est le plus souvent précédé d'un léger amincissement. L'ectoaperture est de forme variable : sillon de taille moyenne allongé (7 µ) à ovoïde, élargi à l'équateur (2 µ).

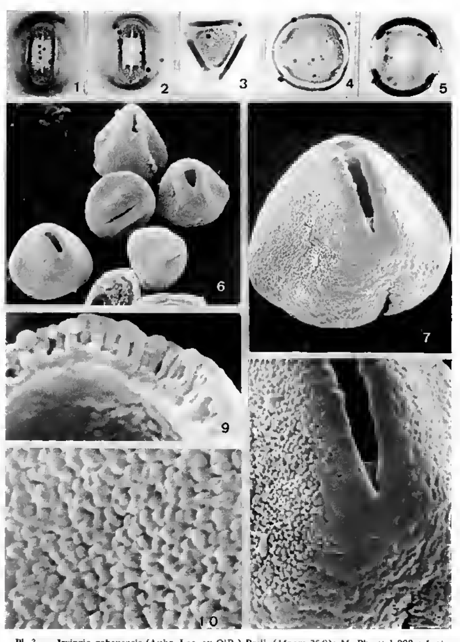
b) **K. gabonensis** var. **oblongifolia** Engl. (Pl. 1).

Pollen également bréviaxe : P = 16,5 µ; E = 18 µ. L'épaississement de l'endexine au niveau de son interruption dans la zone périendoaperturale est aussi précédé d'un amincissement. L'ectoaperture est un sillon de taille moyenne (6 µ), légérement élargi à l'équateur (1,5 µ).

c) **Desbordesia glaucescens** (Engl.) v. Tiegh. (Pl. 2).

Pollen sensiblement bréviaxe, mais généralement de plus grandes dimensions : P = 18 µ; E = 19 µ. L'endexine ne présente pas d'épaississement notable dans la zone de son interruption. L'ectoaperture est de forme ovale, de taille moyenne (6 µ) et très élargie à l'équateur (3 µ).

On remarque qu'en plus de ce mode d'organisation de l'exine, ces trois espéces présentent en commun un pollen légérement bréviaxe. Cependant, elles appartiennent á deux genres différents par leurs caractères botaniques et anatomiques. Le genre *Klainedoxa* est caractérisé par de grandes et trés longues stipules, un ovaire subglobuleux à 5 loges et des



Pl. 3. — **Irvingia gabonensis** (Aubr. Lec. ex O'R.) Baill. (*Mpom 254*)): M. Ph. × 1 000 : **1** et **2**, vue méridienne superficielle; **3**, vue polaire superficielle; **4**, vue superficielle de profil; **5**, vue de profil en coupe optique. — M.E.B. : **6**, groupe de pollens entiers × 2 000 ; **7**, pollen entier × 5 000; **8**, détail de surface × 10 000; **9**, cassure de l'exine × 20 000; **10**, détail de la surface tectale × 20 000.

fruits drupacés, pentalobés contenant 5 noyaux monospermes. Par contre, le genre *Desbordesia* possède de petites et courtes stipules, un ovaire à 2 loges uniovulées et des fruits samaroïdes. Anatomiquement, les bois de *Klainedoxa* ont des vaisseaux plus gros, des couches de parenchyme plus étroites constituées de longs prolongements plus ou moins anastomosés, se rapprochant d'un type largement et longuement aliforme, ne bordant les pores que d'un seul côté, alors que chez les *Desbordesia* les vaisseaux sont moins gros et les couches de parenchyme plus larges. Toutefois, les deux genres se rapprochent et se distinguent du genre *Irvingia* par le nombre peu élevé de leurs vaisseaux et de leurs rayons, par les lignes plus ou moins discontinues de leur parenchyme donnant l'impression générale d'un type associé aux pores, enfin par leur très forte densité ($\geqslant 1$) et leur très grande dureté (> 8-9).

2. — DEUXIÈME TYPE DE SURFACE TECTALE.

Il est caractérisé par des columelles à têtes globuleuses plus ou moins soudées les unes aux autres en une surface mamelonnée [1] dans les zones interaperturales. Dans les zones aperturales (marges), cette soudure des têtes de columelles est totale et la surface tectale est continue. La transition entre les deux zones est progressive et se trouve réalisée par la présence de quelques fines perforations et de lumières réduites linéaires associées; c'est le cas de :

a) **Irvingia gabonensis** (Aubry Lec. ex O'Ror.) Baill. (Pl. 3).

Pollen légèrement longiaxe : $P = 20\ \mu$; $E = 19\ \mu$. L'endexine présente un net épaississement avant son interruption pour former l'endoaperture. L'ectoaperture est un sillon étroit, continu, fusiforme et dont la longueur peut atteindre une douzaine de microns.

b) **Irvingia wombolu** Vermoesen (Pl. 4).

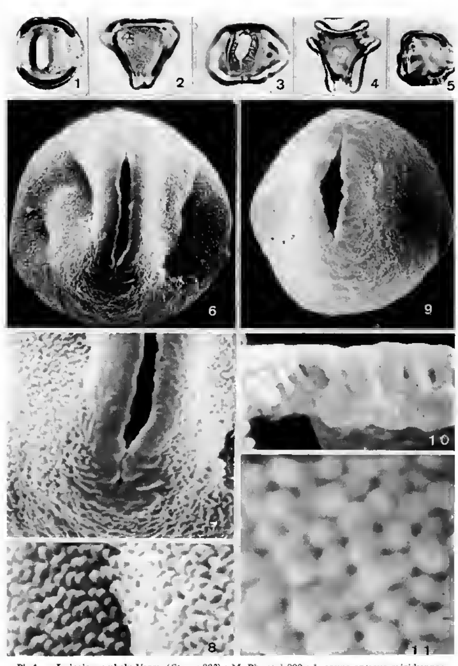
Pollen plus ou moins longiaxe : $P = 21\ \mu$; $E = 20{,}5\ \mu$. L'endexine ne montre pas d'épaississement sensible avant son interruption. L'ectoaperture est un sillon de taille moyenne ($6{,}5\ \mu$) et élargi à l'équateur ($2\ \mu$).

c) **Klainedoxa gabonensis** var. **microphylla** Pellegrin (Pl. 4).

Pollen nettement bréviaxe : $P = 17\ \mu$; $E = 19\ \mu$. L'endexine n'est pas non plus épaissie au niveau de son interruption. L'ectoaperture de taille moyenne est de forme elliptique ($6 \times 4{,}5\ \mu$).

On remarque ici que les deux espèces d'*Irvingia* ont un pollen généralement longiaxe, alors que *K. gabonensis* var. *microphylla* possède un pollen bréviaxe tout comme les deux autres espèces du même genre consti-

1. REYRE (1968) : Un mamelon est une éminence à relief marqué, délimitée par une nette rupture de pente.



Pl. 4. — **Irvingia wombolu** Verm. (*Staner 892*) : M. Ph. × 1 000 : **1**, coupe optique méridienne; **2**, vue polaire superficielle. — M.E.B. : **6**, pollen entier × 5 200; **7**, détail de surface × 10 500; **8**, détail de la surface de l'exine × 21 000. — **Klaidedoxa gabonensis** var. **microphylla** Pell. (*Le Testu 1 823*): M. Ph. × 1 000 : **3**, vue méridienne superficielle; **4**, coupe optique équatoriale; **5**, vue de profil. — M.E.B. : **9**, pollen entier × 5 300; **10**, cassure de l'exine × 21 000; **11**, détail de la surface tectale × 52 500.

tuant le premier type de structure. Malgré cette affinité de caractères structuraux de l'exine, le genre *Irvingia* se distingue botaniquement du genre *Klainedoxa* par ses petites et courtes stipules, son ovaire à deux loges uni-ovulées (caractères communs avec le genre *Desbordesia*). Mais ses fruits drupacés, comme ceux du *Klainedoxa*, le distinguent très nettement du *Desbordesia* aux fruits samaroïdes. Anatomiquement, les bois des espèces du genre *Irvingia*, par opposition à celles des deux autres genres, ont des vaisseaux et des rayons relativement nombreux, des lignes de parenchyme plutôt continues, minces, assez régulièrement espacées, donnant l'impression générale d'un type indépendant des pores; leurs bois sont généralement moins denses (densité $\leqslant 1$) et moins durs (dureté $\leqslant 8$).

3. — TROISIÈME TYPE DE SURFACE TECTALE.

Il est caractérisé par des columelles à têtes très étroitement soudées en portées plus ou moins enchevêtrées les unes dans les autres, constituant une surface tectale striée-rugulée, comparable à celle observée et définie chez certaines Ombellifères par Cerceau en 1971. Une organisation semblable a été décrite par Muller chez deux genres de Sapindacées (*Dimocarpus*, 1971 et *Crossonephelis*, 1973). Ce type d'organisation ne se rencontre que chez deux espèces du genre *Irvingia* :

a) **I. grandifolia** (Engl.) Engl. (Pl. 5).

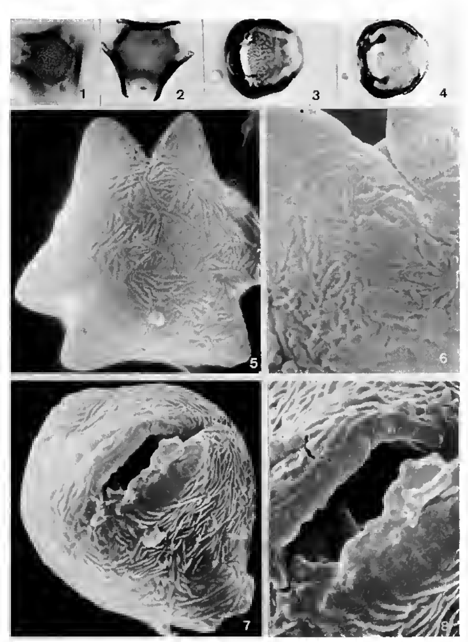
Pollen plus ou moins équiaxe : P = 23,5 μ; E = 24 μ. L'endexine est très légèrement épaissie au niveau de son interruption dans la zone périendoaperturale. L'ectoaperture d'assez grande taille (8,5 μ) et de forme elliptique, est très élargie à l'équateur (4,5 μ). Les éléments sculpturaux du tectum sont relativement courts, mais plus chevauchants.

b) **I. smithii** Hook. f. (Pl. 6).

Pollen longiaxe : P = 20 μ; E = 18 μ. L'endexine ne semble pas présenter un épaississement avant son interruption pour former l'endo-aperture. L'ectoaperture est de taille moyenne (6 μ), et sa forme est un sillon plus ou moins élargi à l'équateur (1,5 μ). Chez cette dernière espèce, les portées paraissent généralement plus longues, mais moins entrecroisées que chez *I. grandifolia*. Il en résulte que l'apparence striée est nettement plus accusée chez *I. smithii* que chez *I. grandifolia* où elle est davantage rugulée.

III. — CONCLUSION

La famille présente un pollen assez homogène dans la plupart de ses caractères : symétrie, forme, dimensions, apertures, etc. Par la technique utilisée, la sole est indiscernable de l'endexine au sens strict avec laquelle elle forme une couche plus ou moins épaisse ou endexine au sens large. Les columelles sont des colonnettes cylindriques, relativement



Pl. 5. — **Irvingia grandifolia** (Engl.) Engl. (*Fleury 26 672*) : M. Ph. × 1 000 : **1**, vue polaire superficielle; **2**, coupe optique équatoriale; **3**, vue superficielle de profil; **4**, vue de profil en coupe optique. — **M.E.B.** : **5** et **7**, pollen entier × 5 000; **6** et **8**, détail de la surface de l'exine × 10 500.

massives dans le troisième type d'extexine. Le tectum, continu et granuleux en microscopie photonique, se révèle, en microscopie électronique à balayage, soit parsemé de fines verrues, soit mamelonné, soit strié-rugulé, nous amenant ainsi à dégager trois types d'ornementation chez les Irvingiacées. Mais un fait remarquable et digne d'intérêt est que le regroupement des différentes espèces qui constituent chacun de ces trois types n'est pas identique à la systématique botanique et anatomique habituellement établie dans cette famille. Cette affinité de caractères de la surface tectale, entre espèces appartenant à des genres différents, nous semble un élément intéressant pour la classification et la systématique du groupe.

Compte tenu de la disparité de la répartition géographique de notre échantillonnage, nous pensons qu'une étude des pollens de toutes les espèces, non seulement africaines mais aussi asiatiques que nous n'avons pas pu observer, étude qui tiendrait ainsi compte du facteur écologique, apporterait des renseignements et des informations beaucoup plus complets et plus utiles pour une révision éventuelle de cette famille.

Remerciements. — Nous adressons nos sincères remerciements à Mr. Guinet, Directeur adjoint du Laboratoire de Palynologie de l'École pratique des Hautes Études, pour avoir bien voulu examiner notre article et exprimons notre gratitude à Mme Cerceau, responsable de ce laboratoire à Paris, ainsi qu'à tout son personnel, et en particulier à Mr. Hideux, pour l'aide scientifique et technique qu'ils nous ont fournie pour la réalisation de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

Aubréville, A. — Flore du Gabon 3 : 12-32 (1962).

Capuron, R. — Une Irvingiacée malgache. Adansonia, ser. 2, 5, 2 : 213-216 (1965).

Cerceau-Larrival, M.-Th. — Morphologie pollinique et corrélations phylogénétiques chez les Ombellifères. Bot. Jour. Lin. Soc. Suppl. 1, 64 : 109-159 (1971).

Chadefaud, N. & Emberger, L. — Traité de Botanique (Systématique) 2, 1 : 633-637 (1960).

Erdtman, G. — Pollen morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. An Introduction to Palynology, Stockholm 1, 539 p. (1952).

Forman, L. L. — A new genus of *Ixonanthaceæ* with notes on the family. Kew Bull. 19, 3 : 517-526 (1965).

Gilbert, G. — Flore du Congo Belge et du Ruanda-Urundi 7 : 109-118 (1958). Bruxelles.

Hideux, M. & Marceau, L. — Techniques d'étude du pollen au MEB : Méthode simple de coupes. Adansonia, ser. 2, 12, 4 : 609-618 (1972).

Hooker, F. — Transact. Linn. Soc. 23 : 167 (1860).

Hutchinson, J. & Dalziel, J. M. — F.W.T.A., ed. 2, 1, 2 : 692-694 (1958).

Jadin, F. — Contribution à l'étude des Simaroubacées. Ann. Sc. Nat. Bot., ser. 8, 13 : 201-303 (1901).

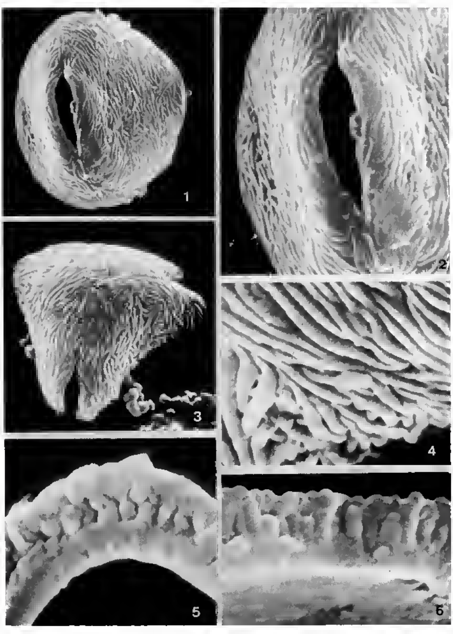
Lecomte, H. — Fl. gen. Indo-Chine 1 : 700-702 (1907-1912).

Metcalfe, C. R. & Chalk, L. — Anatomy of the Dicotyledons 1 : 317-326 (1950). Oxford.

Metcalfe, C. R., Lescot, M. & Lobreau, D. — A propos de quelques caractères anatomiques et palynologiques comparés d'*Allantospermum borneense* Forman et d'*Allantospermum multicaule* (Capuron) Nooteboom. Adansonia, ser. 2, 8, 3 : 337-351 (1968).

Muller, J. — Pollen morphological notes on the genus *Dimocarpus* (*Sapindaceæ*). Blumea 19, 1 : 133-145 (1971).

— Pollen morphology of the genus *Crossonephelis* (*Sapindaceæ*). Blumea 21, 1 : 105-117 (1973).



Pl. 6. — **Irvingia smithii** Hook. f. (*Letouzey 10 582*) : M.E.B. : **1** et **3**, pollen entier × 5 000; **2**, détail de la surface de l'exine × 10 000; **4**, détail de la surface tectale × 20 000; **5** et **6**, coupe de l'exine × 20 000.

Nooteboom, H. P. — *Simaroubaceæ, in* Flora Malesiana ser. 1, 6, 2 : 193-226 (1962).
— The taxonomic position of *Irvingioideæ, Allantospermum* Forman and *Cyrillopsis* Kuhlm. Adansonia, ser. 2, 7, 2 : 161-168 (1967).
Normand, D. — Atlas des Bois de la Côte d'Ivoire **2** : 48-50 (1955).
Oltmann, O. — Pollenmorphologisch-systematische Untersuchungen innerhalb der Geraniales. Dissertationes Botanicae **11** : *Irvingiaceæ*, 51-56 (1971).
Pierre, J. B. L. — Flore forestière de la Cochinchine **4** : 263 (1892).
Reyre, Y. — La sculpture de l'exine des pollens des Gymnospermes et des Chlamydospermes et son utilisation dans l'identification des pollens fossiles. Pollens et Spores **10**, 2 : 197-220 (1968).
Rojo, J. P. — The wood anatomy of *Allantospermum borneense* Forman and *Allantospermum multicaule* (Capuron) Nooteboom. Adansonia, ser. 2, **8**, 1 : 73-83 (1968).
Satabié, B. — Les Irvingiacées d'Afrique tropicale. Rapport D.E.A. Labo. Bot. trop., Université Paris VI, Texte ronéotypé 41 p. (1973).
Van Tieghem, P — Sur les canaux sécréteurs des Liquidambarées et des Simaroubacées. Bull. Soc. Bot. **31** : 247 (1884).
— Second Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes. Ann. Sc. Nat. Bot., ser. 7, **1** : 93 (1885).
— Sur les Irvingiacées. Ann. Sc. Nat. Bot., ser. 9, **1** : 247-320 (1905).
Webber, I. E. — Systematic anatomy of the woods of the *Simarubaceæ*. Ann. Jour. Bot. **23** : 577-587 (1936).

Provenance des clichés MEB : Laboratoires de Géologie et d'Écologie générale du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Laboratoire de Phanérogamie du M.N.H.N.
Laboratoire de Palynologie de l'E.P.H.E., Paris
et Herbier National Camerounais
B.P. 194, Yaoundé (Cameroun).

Adansonia, ser. 2 : 291-292, 14 (2), 1974.

UNE VARIÉTÉ NOUVELLE D'*ASTEROPEIA AMBLYOCARPA* Tul. THÉACÉE DE MADAGASCAR

par R. Capuron † [1]

Asteropeia amblyocarpa Tul. var. **matrambody** R. Cap., *var. nov.*

A typo speciei differt foliis, floribus, fructibusque majoribus.

Type : *8304 SF*, Ambila-Lemaitso, Madagascar (holo-, P!, iso-, herb. C.T.F.T. Tan!).

Arbre, à écorce finement crevassée en damier jaune sur tranche, très sclériteuse à sous-épiderme pourpre noirâtre. Rameaux, feuilles et inflorescences glabres. Feuilles caduques, plus ou moins largement obovales, longuement rétrécies en coin à la base (7-16,5 cm de long, 3-8,5 cm de large), arrondies au sommet ou légèrement émarginées, parfois un peu obtuses. Pétiole nul ou subnul, le limbe étant décurrent presque jusqu'à la base. Limbe adulte épais coriace. Inflorescences axillaires ou terminales, souvent groupées vers l'extrémité des rameaux, longues de 8 à 25 cm, parfois en grappes simples de cymules, plus souvent en amples panicules pyramidales ramifiées dès la base. Bractées inférieures foliacées (réduites), caduques, les supérieures petites, ovales lancéolées brièvement ciliées sur les bords, plus ou moins persistantes au moins durant l'anthèse, les ultimes triangulaires aiguës atteignant 2-2,5 mm de longueur, un peu pubérulentes sur le dos. Pédicelles floraux courts (1-2 mm) articulés à la base, s'accroissant nettement après l'anthèse. Sépales de 4,5-6,5 mm de long à l'anthèse, ciliés sur les bords de courts poils multicellulaires, concaves et pubescents papilleux intérieurement, glabres sur le dos. Pétales de 5-7 mm de long sur 2-3 mm de large, 3-nervés depuis la base, les nervures latérales étant ramifiées vers les marges, glabres, sauf parfois quelques rares cils sur la marge vers le bas, marges faiblement et irrégulièrement denticulées. Étamines 10 à 16, longues de 10-12 mm, à filets très peu élargis à la base, à anthères ovales de 1,5 mm de long sur 1 mm de large. Ovaire triloculaire, subglobu-

1. Note revue pour la publication par J. Bosser, O.R.S.T.O.M., Muséum d'Histoire Naturelle, Paris.

leux, couvert, surtout vers le haut, de poils multicellulaires. Style très grêle, long de 11-14 mm, légèrement dilaté au sommet et en tête stigmatique. Fruit capsulaire, couronné à la base par le calice accru, les sépales aliformes, scarieux, atteignant 17 mm de long sur 3,5 mm de large, pédoncule fructifère long de 4-9 mm. Capsule glabre, subglobuleuse légèrement conique trigone vers le haut.

AUTRE MATÉRIEL : *9747 SF, 8318 SF*, Ambila-Lemaitso; *15697 SF*, Tampolo, Fénérive; *Duran 2254 RN*, rés. nat. nº 2, Antalaha.
Noms malgaches : *matrambody, haraka.*

Cette variété ne diffère pratiquement de la variété typique *Asteropeia amblyocarpa* Tul. var. *amblyocarpa* que par ses organes de plus grande taille (feuilles, fleurs, fruits). On peut signaler aussi que les pétales sont trinervés dès la base au lieu d'être uninervés et que les sépales sont pubescents papilleux à l'intérieur au lieu d'être glabres. Il est à remarquer que la variété typique est une plante du N.O. de Madagascar, alors que *Asteropeia amblyocarpa* Tul. var. *matrambody* est un arbre de la forêt humide de basse altitude, de l'Est. Son écorce ressemble beaucoup à celle de *Asteropeia multiflora* Thou. mais en diffère par une structure scléritreuse beaucoup plus grossière.

L'espèce est restée plusieurs années sans fleurir à la Station forestière d'Ambila-Lemaitso; elle n'a fleuri qu'à la suite d'un violent cyclone qui au début de 1954 avait pratiquement dépouillé tous les arbres. Nous avons observé cette variété jusque dans la région de Farafangana, dans les forêts côtières sur sables. Il semble que ce soit cette variété qui dans les environs de Rantabe, au S. de Maroantsetra, peut atteindre 30 m de hauteur et 1 m de diamètre.

C.T.F.T. - TANANARIVE,
Muséum - PARIS.

ADANSONIA, ser. 2, 14 (2) : 293-297, 1974.

REMARQUES SUR LA VÉGÉTATION DES ENVIRONS DE TULÉAR (SUD-OUEST MALGACHE)

V. — LA FORÊT DENSE SÈCHE

par M. THOMASSON

RÉSUMÉ : L'étude de la forêt dense sèche est abordée. Certaines différences existant entre cette forêt et le fourré xérophile littoral sont mises en évidence.

SUMMARY: The dry forest is studied; some differences between it and the xerophyllous bush are shown.

* * *

Nous avons jusque-là étudié quatre localités (1), couloir d'Itambono, Sarodrano, environs de Miary, dune littorale au Nord de Tuléar, toutes situées près de la mer (moins de 20 km de distance), à basse altitude (150 m au maximum), et dans une zone où la hauteur des pluies est inférieure à 400 mm par an (fig. 1).

Nous traiterons ici d'une forêt à *Euphorbia enterophora* Drake située sur la route nationale 7 (PK 895) distante d'environ 40 km de la mer et poussant sur sol calcaire à une altitude avoisinant 350 m. La pluviométrie est, au niveau de cette forêt, supérieure à 400 mm par an. Alors que sur sol calcaire, au voisinage de la mer, la végétation est un véritable fourré xérophile d'une hauteur moyenne de 3 à 4 m, le groupement végétal du PK 895 est une forêt dense sèche dont la hauteur dépasse 10 m.

Les critères d'étude jusque-là utilisés, surface foliaire (1), proportion de plantes à rameaux courts (2), densité de ramification (2), modes de ramification (3, 4), sont repris ici, et les résultats comparés à ceux obtenus sur calcaire, dans les deux localités de Miary et Sarodrano. Nos observations portent sur un échantillon de 31 espèces ligneuses.

SUPERFICIES FOLIAIRES.

Le tableau I fournit les pourcentages trouvés pour chaque classe foliaire; le graphique correspondant est donné sur la figure 2.

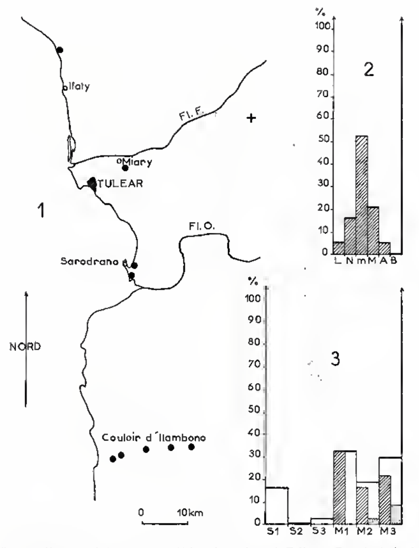


Fig. 1. — Fragment de la carte au 1/500 000e des environs de Tuléar. + Zone de récolte des espèces de la forêt du PK 895 de la RN 7; ● Zones de récolte des localités précédemment étudiées.

Fig. 2. — Spectre biologique foliaire : L : leptophylles, N : nanophylles, m : microphylles, M : mésophylles, A : macrophylles, B : mégaphylles.

Fig. 3. — Distribution de fréquence des différents modèles de ramification. Pour chaque modèle monopodial ont été représentés les pourcentages de modèles à rameaux rectilignes (zones hachurées) et de modèles à rameaux en zig-zag (zones pointillées).

TABLEAU I

Leptophylles	5,4 %
Nanophylles	16,2 %
Microphylles	51,4 %
Mésophylles	21,6 %
Macrophylles	5,4 %
Mégaphylles	—

La classe des microphylles est ici nettement prépondérante avec 51,4 % des espèces, suivie par celle des mésophylles avec 21,6 %, puis par celle des nanophylles avec 16.2 %. Leptophylles et macrophylles sont chacune représentées chez 5,4 % des espèces. La classe des mégaphylles n'est pas représentée.

La nanophyllie, caractéristique du fourré xérophile (1), cède donc ici le pas à la microphyllie; la mésophyllie, rare à Miary et Sarodrano, prend ici une certaine importance, cependant qu'apparaissent quelques espèces macrophylles.

RAMEAUX COURTS.

Seules 21,6 % des espèces ligneuses différencient des rameaux courts (contre 30 à 40 % dans le fourré xérophile (2). La surface foliaire moyenne des plantes à rameaux courts a été trouvée égale à 130 mm² ; il s'agit donc essentiellement de plantes nanophylles, résultat identique à celui obtenu sur calcaire au voisinage de la mer.

DENSITÉ DE RAMIFICATION [1]

51,3 % de plantes à densité de ramification égale à 1 sont observées, contre 55 % à Sarodrano et 66,7 % aux environs de Miary (2). La surface foliaire moyenne calculée pour les plantes à densité de ramification égale à 1 est de 330 mm², donc supérieure aux valeurs trouvées à Miary (200 mm²) et Sarodrano (105 mm²).

MODES DE RAMIFICATION.

Le tableau II fournit les quantités relatives, en pourcentages, de nos différents modèles dans la formation végétale étudiée (représentation graphique sur la fig. 3).

1. La densité de ramification a été définie (2) comme étant le nombre d'entre-nœuds existant entre deux niveaux de ramification successifs d'un axe végétatif.

Tableau II

	Pourcentages observés	Superficie foliaire moyenne
S_1	16,2 %	2 230 mm^2
S_2	—	—
S_3	2,7 %	140 mm^2
Md_1	32,5 %	5 850 mm^2
Mz_1	—	—
Md_2	16,2 %	610 mm^2
Mz_2	2,7 %	400 mm^2
Md_3	21,6 %	200 mm^2
Mz_3	8,1 %	155 mm^2

Le modèle sympodial n° 1 (axes sympodiaux à densité de ramification supérieure à 1) est assez bien représenté, étant réalisé chez 16,2 % des espèces; le modèle S_3 (axes sympodiaux à densité de ramification égale à 1, chaque article étant terminé par une zone à entrenœuds très courts) n'a été observé que chez une seule espèce. Les deux modèles les plus fréquents sont les modèles M_1 (axes monopodiaux à densité de ramification supérieure à 1) (32,5 % des espèces) et M_3 (axes monopodiaux à densité de ramification égale à 1 et rameaux latéraux à croissance lente ou limitée) (29,7 % des espèces). Le rameau en zig zag est ici assez rare (10,8 % du total) et principalement réalisé chez des plantes du modèle M_3 (une seule espèce a été rapportée au modèle Mz_2, axes monopodiaux à densité de ramification égale à 1; la lettre *z* indique qie ces axes sont en zig zag).

Il existe certains points communs avec les distributions de fréquences des modèles de ramification relatives à Miary et Sarodrano; importance relative du modèle S_1, plus de 15 % de modèles M_2, moins de 50 % de modèles M_3 (4). Mais ici, le modèle M_1 a acquis une importance qu'il n'a pas dans le fourré littoral, et ce au détriment des modèles M_3. D'autre part, la quantité relative de modèles à rameaux en zig zag est très faible par rapport à ce qu'elle est dans le fourré.

Nous avons calculé également les superficies foliaires moyennes correspondant à chaque modèle pour cette localité (tabl. II). Ces superficies moyennes, relativement très élevées pour le modèle M_1 et élevées pour le modèle M_2, correspondent à peu près, en ce qui concerne le modèle M_3, à ce que nous avions trouvé à Miary et Sarodrano (4).

CONCLUSION

Certaines différences d'ordre morphologique ont pu être montrées entre forêt sèche et fourré littoral; ce sont :

1° une augmentation générale de la surface foliaire, le spectre biologique foliaire présentant un maximum pour la classe des microphylles dans la forêt sèche;

2° une diminution de la proportion de plantes différenciant des rameaux courts;

3° une augmentation de la quantité relative des plantes réalisant le modèle M_1, corrélative d'une diminution de la proportion d'espèces des autres modèles;

4° une diminution très nette de la proportion de végétaux à rameaux en zig zag.

Si les superficies foliaires moyennes évaluées pour certains caractères sont en augmentation dans la forêt dense sèche par rapport au fourré littoral, pour d'autres caractères (rameaux courts, modèle monopodial n° 3, espèces à rameaux en zig zag) les valeurs trouvées pour les plantes de la forêt sèche sont voisines ou identiques à celles trouvées pour le fourré xérophile; faut-il voir là des valeurs typiques liées à ces caractères et indépendantes des conditions de milieu? C'est ce que nous sommes tenté de croire, mais une étude plus approfondie se fondant sur un plus grand nombre d'espèces serait nécessaire pour vérifier cette hypothèse.

BIBLIOGRAPHIE

(1) Thomasson, M. — Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). I : Spectres biologiques foliaires. Bull. Soc. Bot. Fr. **118** : 749-752 (1971).

(2) — Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). II : Superficie foliaire et ramification chez les végétaux ligneux. Candollea **27** (1) : 7-13 (1972).

(3) — Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). III : Modes de ramification des végétaux ligneux. Bull. Soc. Bot. Fr. **119** : 207-214 (1972).

(4) — Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). IV : Modèles de ramification et surface foliaire. Adansonia, ser. 2, **12** (3) : 447-452 (1972).

Équipe de Phytogéographie,
1, rue Guy-de-la-Brosse,
75005 - Paris.

ADANSONIA, ser. 2, 14 (2) : 299-302, 1974.

ADDITIONS TO THE ORCHID FLORA OF BELIZE (BRITISH HONDURAS)

by H. G. JONES

SUMMARY: Six species are added to the orchid flora of Belize, the former colony of British Honduras : *Lælia ((S. Podalælia) inconspicua* H. G. Jones is described as new to science; and *Caularthron bivalvatulum* (Schltr.) H. G. Jones is proposed as a new combination based upon *Diacrium bivalvatulum* Schltr.

Identification of the six taxa listed below was made during the course of preliminary studies undertaken for the purpose of preparing taxonomic and nomenclatural revisions of the five genera to which the species belong. The addition of these six taxa brings to 103 the total number of orchids now known to occur in this former British colony (WILLIAMS 1956).

Brassavola lineata Hook.

Bot. Mag. *t. 4734* (1853).
— *Bletia lineata* RCHB. f., Walp. Ann. 6 : 436 (1861).

Previously known from Guatemala and Panama.

Many recent authors have included this concept in he synonymy of *B. acaulis* Lindl. (AMES and CORRELL 1953, WILLIAMS 1956); but it seems to me to be readily distinguishable from that species by the following characters : 1) the leaves are longer and narrower; 2) the flower-scape is 2-3-flowered; 3) the flowers are smaller; and 4) the labellum is proportionately narrower and pure white, without any of the purple flecks found in *B. acaulis* (JONES 1970, 1972, 1973a). These two species are easily distinguished from the other members of the genus by the unusual form of the inflorescence, which is borne laterally (JONES 1973b, 1974).

Brassavola rhopalorrhachis Rchb. f.

Bot. Zeit. 10 : 855 (1852).
— *Bletia rhopalorrhachis* RCHB. f., Walp. Ann. 6 : 437 (1861).
— *Brassavola nodosa* var. *rhopalorrhachis* SCHLTR., Orchis 13 : 57 (1919).

Previously known from Guatemala and Panama.

This species is closely related to the well-known *B. nodosa* (L.) Lindl., from which it may be separated by its dwarf habit and strongly branched flower-scape—the latter feature being unique in the genus. To a lesser extent, *B. rhopalorrhachis* is also related to the West Indian species, *B. gillettei* H. G. Jones, which is easily distinguishable by its taller flower-scapes, somewhat campanulate flowers and very differently shaped labellum (Jones 1967).

Caularthron bivalvatulum (Schltr.) H. G. Jones, *comb. nov.*

— *Diacrium bivalvatulum* Schltr., Fedd. Rep. **19** : 132 (1923).

Previously known from Costa Rica and Venezuela.

The relationship between this species and *C. bilamellatum* (Rchb. f.) R. E. Schultes is very similar to that between *C. bicornutum* (Hook.) Raf. and *C. amazonicum* (Schltr.) H. G. Jones. The only reliable means of distinguishing these taxa from each other appears to be the form of the calluses on the labellum: in *C. amazonicum* and *C. bilamellatum* these are undivided; whereas in *C. bicornutum* and *C. bivalvatulum* the apex of each callus is divided by a deep sinus into two distinct lobes (Jones 1968a, 1973).

Lælia (§ Podalælia) inconspicua H. G. Jones, *sp. nov.*

Affinis L. rubescens *Lindl. a qua statura minore, foliis multo angustioribus, floribus minoribus, labello minus distincte trilobatulo apice acuminato facile distinguitur.*

Epiphytica erecta, usque ad 38 cm alta; radicibus gracilibus, albiscentibus, flexuosis, glabris; peudobulbis oblongo-orbicularis compressis, circa 7 cm longis, medio circa 4 cm lato, apice unifoliatis vel rarius bifoliatis; foliis anguste oblongo-linearibus, apice obtusis, coriaceis, circa 20 cm longis, medio circa 2 cm lato; pedunculo gracili erecto vel suberecto, usque ad 31 cm longo, apice racemoso, laxe paucifloro; floribus illis L. rubescens *similibus sed minoribus color distincte candidiis: sepalis anguste oblongo-linearibus, margine leviter undulatis, apice acuminatis, circa 1,7 cm longis, medio circa 4 mm lato; petalis late oblongo-linearibus, apice acutis, circa 1,6 cm longis, medio circa 6 mm latis; labello late oblongo, apice abrupte acuminato, supra medio obscure trilobulato, circa 1,5 cm longo, inter apices loborum lateraliam explanatum circa 1,3 cm lato, disco lamellato; columna gracili subcylindrica, anteriore caniculata, circa 8 mm longa; anthera et pollinia sectionis generis; ovario pedicellato gracili, glabro, circa 1 cm longo.*

Type : *Herb. Jones. Misc. L/217*, Belize (British Honduras). Flowered under cultivation in Barbados, 1967.

This interesting small-flowered species is closely related to the common *L. rubescens* Lindl., from which it is easily distinguished by the characters set out in the above diagnosis. Under the name *L. rubescens*, it has also been recorded from the Republic of Honduras (Williams 1956).

Schomburgkia wendlandii (Rchb. f.) H. G. Jones

Amer. Orch. Soc. Bull. **30** : 638 (1961).
— *Bletia wendlandii* Rchb. f., Walp. Ann. **6** : 431 (1861).
— *Laelia wendlandii* Rchb. f., Walp. Ann. **6** : 431 (1861).

Previously known from Guatemala, Honduras and Nicaragua.

This rather distinct species is quite different from any of the other Middle American species of *Schomburgkia;* it seems nearest to the South American *S. humboldtii* Rchb. f., from which it may easily be distinguished by its smaller, differently coloured flowers and differently shaped floral segments. I have myself seen no Nicaraguan material of *S. wendlandii*, but a correspondent in the U.S.A. has written to inform me that the species is quite common in the lowland regions of that republic (JONES 1961, 1968).

Teuscheria pickiana (Schltr.) Garay

Rhodora **61** : 41 (1959).
— *Bifrenaria pickiana* SCHLTR., Orchis **6** : 8 (1912).
— *Xylobium pickianum* L. O. WMS., Ceiba 4 : 271 (1955).

Previously known from Mexico, Honduras, Costa Rica, Colombia and Ecuador.

The Belize specimen had slightly larger flowers than those found elsewhere; but apart from this, there were no distinctive features. *Teuscheria* is one of the most fascinating of the smaller genera in the *Phajeæ:* it was established by GARAY (1958) on the basis of an Ecuadorian species, which he named *T. cornucopia*. In the following year, the same author described another novelty, *T. venezuelana*, and made the necessary nomenclatural transfer to accommodate *T. pickiana;* more recently, DRESSLER (1972) has added a fourth species to the genus, *T. dodsonii*, also from Ecuador.

RÉFÉRENCES

AMES, O. & CORRELL, S. D. — Orchids of Guatemala. II, Fieldiana **26** : 399-727 (1953).
DRESSLER, R. L. — Una Teuscheria nueva del Ecuador, Orquideologia **7** : 3-6 (1972).
GARAY, L. A. — A New Orchid, genus from the Ecuadorian Andes, American Orchid Society Bulletin **27** : 820-823 (1958).
— The present status of the recently described genus, *Teuscheria*, Rhodora **61** : 35-42 (1959).
JONES, H. G. — Notes on two interesting species of *Schomburgkia*, American Orchid Society Bulletin **30** : 635-638 (1961).
— Preliminary contribution towards a revision of the genus *Brassavola* R. Br. of the *Orchidaceæ*, Boletim da Sociedade Broteriana **41** : 5-21 (1967).
— The genus *Schomburgkia* in Mexico and Central America, Ceiba **14** : 27-37 (1968).
— Notes on a collection of Orchids from the West Indian island of Trinidad, Candollea **23** : 295-299 (1968).
— *Orchidaceæ americanæ*, Caldasia **10** : 491-495 (1970).
— Studies in *Brassavola*. II, American Orchid Society Bulletin **41** : 493-496 (1972).
— Three additions to the flora of Barbados, Journal of the Barbados Museum and Historical Society **34** : 113-116 (1973).
— Synopsis of Middle American *Brassavola*, American Midland Naturalist **89** : 499-503 (1973).

— The genus *Brassavola* as an example of infragenerio evolution in the *Orchidaceæ*, Adansonia **13** : 84-88 (1973).
— *Orchidaceæ* neotropicales. I. *Taxa nova vel minus cognita,* Novitates Systematicæ Plantarum Vascularium **12** (in press).
WILLIAMS, L. O. — Tropical American plants. I, Ceiba **4** : 270-275 (1955).
— An enumeration of the *Orchidaceæ* of Central America, British Honduras and Panama, Ceiba **5** : 1-256 (1956).

P.O. Box 111
BR DGETOWN, BARBADOS.

ADANSONIA, ser. 2, 14 (2) : 303-306, 1974.

UN *CLERODENDRUM* NOUVEAU POUR LA GUINÉE *CLERODENDRUM SYLVIÆ* J. G. ADAM

par J. G. ADAM

Trente *Clerodendrum* sont mentionnés en Afrique Occidentale.

L'espèce que nous avons recueillie le 11 avril 1956 en Guinée, près de Kindia dans le massif gréseux du Gangan, qui fait partie du Fouta Djalon est bien différente de celles décrites jusqu'à ce jour pour l'ouest africain.

La comparaison avec les *Clerodendrum* d'Afrique de l'herbier du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris ne nous ayant pas permis de faire un rapprochement avec notre échantillon, nous pensons qu'il s'agit d'une espèce nouvelle.

Comme le *C. melanocrater* Gürke, ses feuilles de forme voisine noircissent entièrement en séchant et les inflorescences sont des corymbes terminaux de petites fleurs blanches. Mais l'analyse des fleurs ne laisse aucun doute sur la grande différence morphologique de ces deux espèces qui se distinguent ainsi :

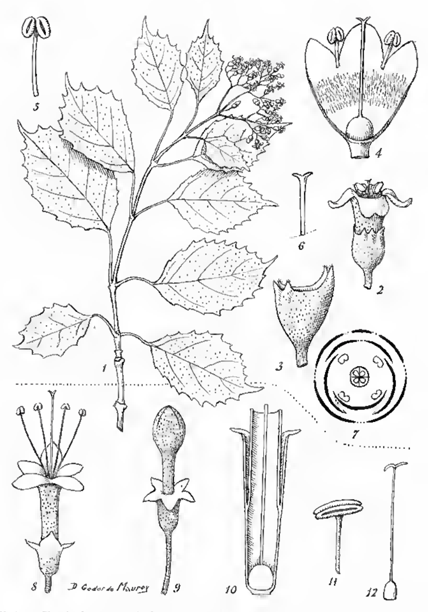
	C. melanocrater	*C. sylviæ*
Longueur du pédicelle	6 mm	1-2 mm
Pubescence du pédicelle	poils non pustuleux	poils pustuleux
Pubescence du calice	glabre ou glabrescent	pustuleux
Lobes du calice	réguliers ou presque	très irréguliers
Tube de la corolle	5 mm	2 mm
Étamines exsertes de	8 mm	1-2 mm
Intérieur du tube de la corolle	glabre	très poilu
Style	9 mm	4 mm

Clerodendrum sylvæ[1] J. G. Adam, *sp. nov.*

Suffrutex sarmentosus, 3 m altus, ramis novellis glabrescentibus subfusculis.

Folia opposita, crenata, utrinque scabra, nervis lateralibus paucis 2-3 hinc inde nervi medii, laminae 5 cm longæ, 3 cm latæ, petiolo leviter scabro 2 cm longo.

1. Cette espèce est dédiée à Mlle Sylvie ADAM.



Pl. I. — **Clerodendrum sylviæ** J. G. Adam : **1**, rameau florifère × 2; **2**, fleur × 6; **3**, calice × 8; **4**, coupe de la corolle × 8; **5**, étamine × 9; **6**, stigmate × 9; **7**, diagramme floral. — **Clerodendrum melanocrater** Gürke : **8**, fleur × 4; **9**, fleur en bouton × 4; **10**, coupe de la corolle × 8; **11**, étamine × 12; **12**, pistil × 4.

Corymbi terminales axibus pustulato-pubescentibus, floribus albis irregularibus, calice 2 mm longo, pustulato, corollæ tubo 2 mm longo extus sparsim pustulato, intus sericeo; stamina 4 vix exserta, tubi apicem versus insertæ; stylus glaber, 4 mm longus, ovario glabro; semina 4.

Fructus ignotus.

TYPE : *J. G. Adam 11.951*, Kindia, Mont Gangan à 450 m d'altitude, fl., 11 avril 1956 (holo-, P).

Arbuste sarmenteux de 3 m de hauteur, jeunes rameaux glabrescents, lisses, beige-clair, ceux de l'année éparsément pustulo-pubérulents.

Feuilles opposées noircissant en séchant, crénelées-dentées, éparsement scabres sur les deux faces, plus densément sur les nervures médianes et les 2-3 paires de latérales; limbe acuminé au sommet, arrondi à la base, d'environ 5 cm de longueur sur 3 cm de largeur avec un pétiole finement scabre de 2 mm.

Corymbes terminaux de 4 cm de longueur environ, axes pustulo-pubescents, bractéoles aciculées de 3 mm de longueur, pustuleuses; fleurs blanches, pédicelles pustuleux de 1-2 mm de longueur; calice de 2 mm de hauteur, pustuleux, très irrégulier, 2 lobes postérieurs plus grands que les 3 antérieurs, tube de la corolle éparsément pustuleux à l'extérieur, de 2 mm de hauteur, lobes de 1 mm de longueur, tube soyeux à l'intérieur; 4 étamines légèrement extrorses insérées aux 2/3 supérieurs du tube, anthères sub-circulaires, style glabre de 4 mm de hauteur, ovaire glabre, subglobuleux contenant 4 ovules.

Drupes (?).

Habitat : anfractuosités gréseuses.

Le *Clerodendrum sylviæ* peut être intercalé dans la clé de la Flora of W. Tropical Africa, ed. 2, de la manière suivante :

Calyx lobes acute or acuminate; corolle tube actinomorphic or slightly zygomorphic, the lobes shorter than the tube; fruit breaking into 2 or 4 pieces at maturity.
- Fruit breaking into 4 quarters at maturity (?); inflorescences axillary or terminal, never spinescent :
  - Corolla tube up to 1 cm long; calyx teeth not more than 3 mm long; branches solid:
    - Leaves opposite or subopposite:
      - Calyx less than 5 mm long or if longer then leaves markedly pilose:
        - Calyx lobes as broad as or broader than long usually spreadind (here erect):
          - Whole plant turning black when dry:
            - Pedicels mostly more than 5 mm long............. *C. melanocrater*
            - Pedicels short, less than 5 mm long.................... *C. sylviæ*

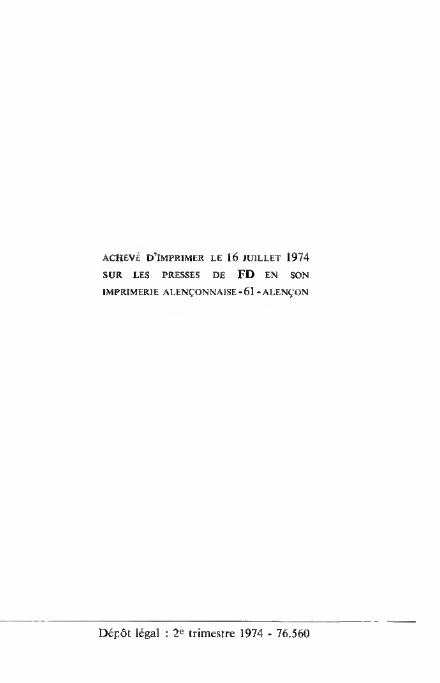
La région de Guinée (Mont Gangan) où a été recueilli ce *Clerodendrum* est une des plus intéressantes de l'Afrique occidentale et centrale pour les raretés de la flore. Elle renferme des espèces reliques datant vraisemblablement de la période du pont intercontinental Afrique-Amérique dont les genres sont exclusivement Américains : Broméliacée avec *Pitcairnia feli-*

ciana (A. Chev.) Harms et Mildbr., Ochnacée avec *Fleurydora felicis* A. Chev.

De nombreuses espèces décrites ou non encore décrites sont endémiques et curieuses, comme cette Euphorbiacée arborescente *Apodiscus chevalieri* Hutch. dont les graines sont sans endosperme.

Il existe également dans les grès de cette région (primaires) un peuplement d'une Euphorbe crassulescente, dressée, atteignant 2 m, non dénommée, qui donne au paysage une physionomie de steppe à Cactées de l'Amérique du nord occidentale. Il n'est donc pas étonnant qu'un *Clerodendrum* y soit localisé et n'ait pas encore été observé ailleurs.

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - Paris.



ACHEVÉ D'IMPRIMER LE 16 JUILLET 1974
SUR LES PRESSES DE FD EN SON
IMPRIMERIE ALENÇONNAISE - 61 - ALENÇON

Dépôt légal : 2e trimestre 1974 - 76.560

